

**Szexferomonok szerepe a lepkéknél,
új kommunikációs csatornák feltárása és
alkalmazásuk lehetőségei a környezetkímélő
növényvédelemben**

Akadémiai Doktori Értekezés

Készítette:

Szócs Gábor,

mg. tud. kandidátusa

MTA ATK Növényvédelmi Intézet

Budapest, 2016

*„Csak a döglött halak úsznak az árral“
(Padfírka)*

TARTALOMJEGYZÉK

1.	BEVEZETÉS	7
2.	IRODALMI KÖRKÉP	11
2.1.	Átfogó jellegű klasszikus szakkönyvek	11
2.2.	Terminológia	11
2.3.	Szelektív kémiai kommunikációs csatornák	13
2.4.	Feromonok kemotaxonómiai megközelítésben	13
2.5.	Kemotaxonómia és feromon-bioszintézis	14
2.6.	Feromonok szerepe evolúciós folyamatokban	15
2.7.	A feromonérzékelés: az elektrofiziológiától a neuroanatómiáig	17
2.8.	A feromonbioszintézis szabályozása	17
2.9.	Feromonok és genetika	18
2.10.	Gyakorlati vonatkozások	18
2.10.1.	A feromoncsapdázás mérőföldkövei hazánkban	19
2.10.2.	Feromoncsapdák: körkép a nagyvilágban	19
2.10.3.	Feromon kibocsátók: pontosság és ipari-technológiai háttér	20
2.10.4.	Rajzás nyomkövetése feromoncsapdákkal – néhány buktató elméleti háttér	20
2.10.5.	Feromoncsapdák szerepe: kártevők korai észlelése, előrejelzés, védekezés időzítése	21
2.10.6.	A feromoncsapdákra alapuló módszerek a kártevők gyérítésére	21
3.	CÉLKITŰZÉSEK	22
4.	ANYAG és MÓDSZER	24
4.1.	A fontosabb kísérleti fajok kiválasztásának szempontjai	24
4.1.1.	Ribizskeszitkár (<i>Synanthedon tipuliformis</i> Cl.) (Lepidoptera: Sesiidae)	24
4.1.2.	Nagy téliaraszoló (<i>Erannis defoliaria</i> Cl.) (Lepidoptera: Geometridae)	24
4.1.3.	Nyárfa gyapjaslepke (<i>Leucoma (Stilpnotia) salicis</i> L.) (Lepidoptera: Lymantriidae)	24
4.1.4.	Sörtés tölgyaknázómoly (<i>Tischeria ekebladella</i> Bjerkander, 1795; szin.: <i>T. complanella</i> Hübner, 1817) (Lepidoptera: Tischeriidae)	25
4.1.5.	Vadgesztenyelevél-aknázómoly (<i>Cameraria ohridella</i> Deschka and Dimic) (Lepidoptera: Gracillariidae)	25
4.2.	A laboratóriumi kísérletekhez szükséges lepkék nevelése	25
4.3.	Csalogató viselkedés napszaki ritmusának vizsgálata	27
4.4.	Feromonkivonás	27
	Feromonmirigy-kivonatok készítése	27
4.4.2.	Feromonmirigy kivonat készítése bioszintetikus út feltárásánál (<i>E. bajaria</i> és <i>O. brumata</i>)	27
4.5.	Légtérből történő illatanyag visszafogás (volatile collection)	28
4.6.	A kivonatok aktivitásának előzetes vizsgálata viselkedési vizsgálatokkal	28
4.7.	Elektroantennográfiás (EAG) vizsgálatok	28

4.8.	Feromonkivonatok / illatminták csápdetektoros gázkromatográfiás vizsgálata (GC-EAD).	29
4.9.	Kémiai szerkezetmeghatározás gázkromatográfhoz kapcsolt tömegspektrószkóppal (GC-MS), valamint a meghatározott vegyületek szintézise	29
4.10.	Szabadföldi csapdázás	30
4.11.	Statisztikai értékelések	31
5.	EREDMÉNYEK és MEGVITATÁS	32
5.1.	Intraspecifikus különbség a ribiszkeszitkár (<i>Synanthedon tipuliformis</i>) szexattraktánsában: a tasmániai populáció sajátossága az európai, észak-amerikai és új-zélandi populációkkal szemben	32
5.2.	Királis feromonok: enantiomerek szerepe a lepkék kémiai kommunikációjában	34
5.2.1.	Téliaraszoló fajok (<i>Erannis</i> spp, <i>Colotois pennaria</i>) királis szexferomonjának meghatározása	34
5.2.2.	Araszolólepke és karcsúbagoly-lepke fajok királis szexattraktnának leírása	35
5.2.3.	A nyárfa gyapjaslepke (<i>Leucoma (Stilpnotia) salicis</i>) királis szexferomonja: az hímek vonzásáért felelős enantiomér meghatározása.	37
5.3.	Polién típusú szexferomonok araszolólepkéknél: új komponensek azonosítása, egy új bioszintézis út feltárása és szerepük a fajok reprodukív izolációjában	38
5.3.1.	A kökényaraszoló (<i>Erannis bajoria</i>) és a tavaszi-kökényaraszoló (<i>Theria rupicapraria</i>) polién típusú szexferomonjának meghatározása	38
5.3.2.	Az északi téliaraszoló (<i>Operophtera fagata</i>) polién típusú szexferomonjának meghatározása	39
5.3.3.	Egy szokatlan szerkezetű (páros szénláncú) polién típusú szexferomon bioszintézisének <i>in vivo</i> vizsgálata: új kulcslépés feltárása a kökény-téliaraszolónál (<i>E. bajoria</i>)	41
5.3.4.	A kis téliaraszoló (<i>O. brumata</i>) szexferomonjának valamint hasonló szerkezetű poliéneknek bioszintézise (szintézisút és szabályozás)	42
5.4.	Polién feromon egy ősi családban is: a <i>Tischeria ekebladella</i> tölgyaknázó sörtésmoly szexferomonja	44
5.4.1.	Rovaranyag, különös tekintettel a faji hovatartozás ellenőrzésére	44
5.4.2.	Feromonkivonás, viselkedési teszt, elektrofiziológia (GC-EAD) és szerkezetmeghatározás (GC-MS) specifikumai	44
5.4.3.	A feromonkivonatok viselkedési biotesztjének eredménye	45
5.4.4.	A feromonkivonatok rovarcsápdetektoros gázkromatográfiás (GC-EAD) vizsgálatának eredménye	45
5.4.5.	A feromonkivonatok elektrofiziológiailag (GC-EAD) aktív komponensei szerkezetmeghatározásának (GC-MS) eredménye	45
5.4.6.	A szintetikus előállított komponensek hatásvizsgálata szabadföldi csapdázással	46

5.5.	Városi zöldterületek vadgesztenyefáinak inváziós kártevő molykepkéje, a <i>Cameraria ohridella</i>: feromon-meghatározás, a védekezés időzítése és a helyes időzítés hatása a védekezés eredményességére	47
5.5.1.	A probléma és a célkitűzés	47
5.5.2.	Rovaranyag és a csalogató viselkedés napszaki aktivitásának vizsgálata	48
5.5.3.	A csalogató viselkedés leírása és a hím válaszreakció napszaki aktivitás-vizsgálatának eredményei	48
5.5.4.	A feromon kivonása és a kivonat viselkedési biotesztje	48
5.5.5.	A feromonkivonat szabadföldi hatásvizsgálatának eredménye	49
5.5.6.	A feromon kivonatok vizsgálata csápdetektoros gázkromatográfiával (GC-EAD)	49
5.5.7.	A feromon kivonatok csápdetektoros gázkromatográfiával (GC-EAD) végzett vizsgálatának eredményei	49
5.5.8.	A GC-EAD alapján jelzett elektrofiziológiailag aktív vegyület szerkezetének meghatározása (GC-MS)	50
5.5.9.	A szintetikus feromon dózis-hatástartam vizsgálata kétféle kibocsátóval	50
5.5.10.	A szintetikus feromon dózis-hatástartam – kibocsátó vizsgálatának eredményei	50
5.5.11.	Kísérletek a megfelelő csapdatest-típus kiválasztására	51
5.5.12.	A megfelelő csapdatest-típus kiválasztását tisztázó kísérletek eredményei	51
5.5.13.	Szükség van-e monitoring-hálózatra Budapesten?	51
5.5.14.	Eltérő rajzásmenetek kimutatása Budapesten belül	51
5.5.15.	A védekezés időzítésének hatása az eredményességre	52
5.5.16.	Mivel védekezzünk, ha a kártevő rezisztenssé válik a kitinszintézisgátló típusú peszticidekkel szemben?	53
5.5.17.	Egy botanikai peszticid hatásvizsgálatának előzetes eredményei	54
5.5.18.	Még feltáratlan feromonkomponens utáni kutatás	54
5.5.19.	Egy új szexattraktáns és egyben szinergista leírása	55
5.5.20.	Lehet-e a <i>C. ohridella</i> feromoncsapdával más <i>Cameraria</i> fajokat is detektálni?	56
5.5.21.	A <i>C. ohridella</i> feromoncsapda tesztjének eredményei Kanadában: a génusz-specifikus csapda értékelése karantén szempontból	56
6.	A LEGFONTOSABB, TUDOMÁNYRA NÉZVE ÚJ EREDÉMYEIM	58
7.	A LEGFONTOSABB ÚJ EREDÉMYEIM GYAKORLATI HASZNOSÍTÁSÁNAK NÉHÁNY LEHETŐSÉGE	59
8.	ÖSSZEFOGLALÁS	60
9.	SUMMARY	63
10.	Köszönöm...	66

11.	Idézett irodalom	67
12.	Rövidítések	81
13.	Ábrák jegyzéke	82
14.	ÁBRÁK (35 db ábra)	84

1. BEVEZETÉS

Sokan és sokféleképpen foglalkoztak az élőlények alapvető attribútumaival. Az alapvető attribútumok sorában azonban eddig csak kevesen említették meg kellő súllyal azt, hogy az élőlények üzeneteket váltanak egymással, vagyis idegen szóhasználatlál élve, kommunikálnak egymással. Miért irányult tudománytörténeti skálán mérve egészen a legutóbbi időkig olyan kevés figyelem a kommunikáció legősibb formája a kémiai kommunikáció, azaz az illatanyagokkal segítségével történő kommunikáció felé?

Az ember elsősorban vizuális (a metakommunikáció is jelentős részben erre a csatornára épül) és akusztikus (pl. beszéd) kommunikációt használ. Ezért az élőlények vizuális és akusztikus kommunikációjáról is sokkal hamarabb szerzett ismereteket, mint az érzékszervei számára többnyire felfoghatatlan illatanyagokról (infokemikáliákról).

Az első tudományos igényű, kísérletes bizonyítása annak, hogy a lepkék hímjei a nőtényeket azok illatanyagai alapján találják meg, a híres francia természetbúvár, Jean-Herni Fabre nevéhez fűződik. Úttörő jellegű kísérleteit a tölgyphókon (*Lasiocampa quercus* L.) és az éjjeli nagy pávaszemen (*Saturnia pyri* Schiff.) végezte (Fabre, 1900a; Fabre, 1900b). A mai szóhasználatlál élve a *feromonok* létét az állatvilágban tehát elsőként ezen a két lepkefajon sikerült igazolni. A kémiai kommunikációért felelős szemikemikáliák (infokemikáliák) közül tehát először egy szexferomon létét sikerült bizonyítani, mégpedig lepkéknél.

Azt, hogy nemsokára mennyi ismeretanyag gyűlt össze e tekintetben a lepkékről, mi sem jelzi jobban, mint egy méltatlanul elfeledett magyar összefoglaló forrásmunka (Grúsz, 1912). Az Allattani Közlemények hasábjain közzétett 41 oldalas mű részletesen taglalja az illatszervek morfológiáját (kiváló részletrajzokkal illusztrálva), típusait, valamint elhelyezkedésüket, mégpedig családonkénti csoportosításban. Grúsz tanulmányát az akkor világirodalomban fellelhető 101 forrásmunkára építi.

A modern feromonkutatás kezdetét az első sikeres feromon-szerkezet meghatározásról szóló közlemény megjelenéséhez szokták datálni. A selyemlepke (*Bombyx mori* L.) szexferomonának kémiai szerkezetét mintegy húszéves kutatómunka gyümölcseként Butenandt *et al.* (1959) közzétették. A siker eléréséhez mintegy 600.000 (azaz hatszázezer!) nőtény lepkéből készítettek kivonatot. Nem volt könnyű a további fajok vizsgálata sem, hiszen - ma már tudjuk - hogy a házasított selyemlepke mintegy két-három nagyságrenddel több feromont termel, mint a „vad” lepkefajok túlnyomó többsége.

A feromon fogalmát Karlson és Lüscher (1959) vezette be. A meghatározás ma is változatlanul érvényben van, általánosan elfogadott és használatos¹. A etimológiai szempontból két görög eredetű szó összetétele: *pherein* (átvisz) és *hormon* (serkent).

¹ „Pheromones are substances which are secreted to the outside by an individual and received by a second individual of the same species in which they release a specific reaction, for example, a definite behavior or developmental process.” (Karlson and Lüscher, 1959, cit. Birch, 1974.)

Az első feromon-meghatározást nemsokára továbbiak követték. A fajok áttekintésekor kirajzolódnak a kutatás mozgatórugói is: mezőgazdasági szempontból fontos, kártevő fajok képezték a vizsgálatok tárgyát (1. táblázat).

Lepke faj	Család	Hivatkozás	Év
<i>Trichoplusia ni</i>	Noctuidae	Berger, Ann Entomol. Soc. Amer., 59: 767	1966
<i>Grapholitha molesta</i>	Tortricidae	Roelofs <i>et al.</i> , Nature (London) 224: 723	1969
<i>Lymantria dispar</i>	Lymantriidae	Bierl <i>et al.</i> , Science (Washington) 170: 87	1970
<i>Cydia pomonella</i>	Tortricidae	Roelofs <i>et al.</i> , Science (Washington) 174: 297	1971
<i>Ephestia elutella</i>	Phycitidae	Brady and Nordlund, Life Sci., 10: 797	1971
<i>Choristoneura occidentalis</i>	Tortricidae	Weatherston <i>et al.</i> , Can. Entomol., 103: 1741	1971
<i>Adoxophyes orana</i>	Tortricidae	Mejer <i>et al.</i> , Science 1975: 1469	1972
<i>Lobesia botrana</i>	Tortricidae	Roelofs <i>et al.</i> , Mitt. Schweiz Entomol. Ges. 46: 71-73	1973
<i>Argyrotenia pulchellana</i>	Tortricidae	Maini, Inf. Fitopatol., 9: 11	1973
<i>Synanthedon pictipes</i>	Sesiidae	Tumlinson <i>et al.</i> , Science (Washington) 185: 614	1974
<i>Lobesia botrana</i>	Tortricidae	Buser <i>et al.</i> , Zeitschrift f. Naturforsch. C-A 29: 781	1974
<i>Clysia ambiguella</i>	Tortricidae	Arn <i>et al.</i> , Zeitschrift f. Naturforsch. C-A 31: 499	1976b
<i>Grapholitha funebrana</i>	Tortricidae	Arn <i>et al.</i> , Ent. Exp. Appl., 19: 139	1976a

1. táblázat

A bombykol azonosítását (1959) követő feromon-szerkezet meghatározások.

Az 1. táblázatban bemutatott lista nem teljes. Összeállításánál az Európában is előforduló, kártevő fajokra összpontosítottam. Amennyiben egy faj feromonjára vonatkozóan több forrás is fellelhető (márpedig ez az általános), törekedtem arra, hogy ezek közül azt idézzem, amelyik a szóbanforgó faj csapdázására a ma is használatos kulcsvegyületeket elsőként közölte, függetlenül attól, hogy a későbbiekben esetleg további szinergista hatású, minor komponenseket is azonosítottak. A hivatkozások

helytakarékoságból nem feltétlenül szerepelnek az „Idézett Irodalom” c. fejezetben, de az itt megadott bibliográfiai adatok alapján visszakereshetőek.

A sor gyorsan bővült további lepkefajokkal. Hamarosan felmerült az igénye egy összefoglaló lista közreadásának, amely a lepkefajokat és a feromonjuk szerkezetét tartalmazza. Több kiváló, könyv formátumban megjelenő munka is született (Kydonieus and Beroza, 1982; Mayer and McLaughlin, 1991). A Heinrich Arn svájci kutató (Eidgenössische Forschungsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil) és munkatársai által szerkesztett, adatbázisra épülő füzetecske gyorsan vált közkedvelté, mivel szerkezetéből következően bővítése, aktualizálása könnyen megoldható volt (Arn *et al.*, 1986). A számítógépek használatának általánossá válásakor hamarosan megjelent az on-line változat is. A sok éven át általuk kezelt, folyamatosan bővített adatbank később átkerült Peter Witzgall (SLU, Alnarp Svédország) gondozásába (Witzgall *et al.*, 2004; <http://www-pherolist.slu.se/pherolist.php>). Jelenleg több ilyen lista (több fenntartó) is elérhető.

Ami Fabre munkássága nyomán bizonyítást nyert, *t.i.* hogy a szexferomonok szerepe nélkülözhetetlen az éjjeli lepkék párosodásában, mivel a feromont kibocsátó nőténylepkét a fajtárs hím az illatot követve találja meg, arra a XX-ik századi etológiai egzaktásával Grant and Brady (1975) szolgáltatja az első példák egyikét. Az egyes viselkedési lépéseket modern fogalomrendszerrel (kulcsinger, kiváltott viselkedési válasz, zárt párosodási magatartáslánc) írták le részletes alapossággal az aszalványmoly (*Plodia interpunctella* Hbn.) és a déligyümölgymoly (*Cadra cautella* Wlk.) esetében. Az általuk leírt párosodási magatartáslánc főbb elemei, az alapséma általános elterjedt a lepkéknél, a nappali lepkék kivételével. Ennek megfelelően, a jelen dolgozatban a lepkék címszó jelentésébe a nappali lepkék nem értendők bele (hasonlóan a szoros értelemben vett angol „moth” szóhoz, a „butterfly” kivételével).

A szexferomonok területéről kiinduló kutatások rövidesen több irányban is bővültek, így a fajok közötti kommunikációban résztvevő anyagokra, és kiterjedtek az élőlények további csoportjaira is, beleértve pl. a rovar-tápnövény kapcsolatot. A feromonkutatás az 1970-es évek elejére önálló diszciplínává vált. A jelentősen kibővült tartalomhoz új nevezéktan is járult. Magát a diszciplína a *chemical ecology* nevet kapta (Ritter, 1979), amely ma is változatlan tartalommal használatos.² Szó szerint magyarra fordítva tehát kémiai ökológia. Mindazonáltal szerencsétlennek tűnik szerintem, hogy éppen a környezettudatos növényvédelmi módszereket megalapozó egyik tudomány területnek a nevében szerepel a kémiai szó, félreérthető módon a vegyszerközpontúságot sugallván, pedig a mezőgazdasági alkalmazás terén ennek pontosan az ellenkezőjéről van szó, arról, hogy a toxikus hatású peszticidek használatát miként lehet korlátozni, ill. kiváltani feromonok alkalmazásával. Ezért szerencsésebb lenne, ha a magyar szaknyelvben más elnevezés, például az infokémiai ökológia terjedne el (az angol „*infochemical ecology*” mintájára).

² „Chemical ecology, according to the journal devoted to this subject, comprises the study of those interactions of organisms with their environment that are mediated by the chemicals they produce”. (Ritter, 1979)

A kémiai ökológia művelésére rangos nemzetközi társaság alakult, az International Society of Chemical Ecology (ISCE) (Kentucky, U.S.A, 1983). Folyóirata a havonta megjelenő Journal of Chemical Ecology (alapító főszerkesztők: R. M. Silverstein és J. B. Simeone, 1975). Évenkénti rendezvényüket (ISCE Annual Meeting) mindig élénk érdeklődés övezi, amelyet a világ számos pontjáról összesereglett több száz résztvevő is jól jelez.

A hazai növényvédelem gyorsan reagált, hiszen szűz nőtényi lepkékkel csalétkezett csapdákat igen hamar kezdtek el alkalmazni növényvédelmi előrejelzési célból (Seprős, 1967; Tisza Gné, 1969; Tisza Gné, 1970). A hazai feromonkutatás is nagy lendülettel kezdődött el a Növényvédelmi Kutatóintézet Állattani Osztályán (jelenleg: MTA ATK NÖVI) (Szentesi *et al.*, 1975; Jermy, 1978; Novák *et al.*, 1979), ahová a szakdolgozati témámmal kapcsolódtam be (Szócs, 1976; Szócs and Tóth, 1978) (témavezetők: Dr. Nagy Barnabás és Dr. Tóth Miklós). A tudományterület akkori helyzetére nemzetközi szinten jellemző volt, hogy

- a feromonszerkezet felderítése terén a lepkék számos, jelentős családja még fehér folt volt. Az első feromonmeghatározás az araszólepkék családjában például 1982-ben sikerült (Roelofs *et al.*, 1982; Bestman *et al.*, 1982);
- semmit sem lehetett tudni a szexferomonok bioszintéziséről. Az első publikációk később születtek (Roelofs, 1983; Roelofs and Wolf, 1988);
- semmit sem lehetett tudni a szexferomonok bioszintézisének szabályozásáról. Az első igazi áttörés 1984-ben született (Raina and Klun, 1984);
- semmit sem lehetett tudni a szexferomonok termelésének és érzékelésének öröklésmenetéről, genetikai szabályozásáról. Az első publikációk később születtek (Klun, 1979; Klun and Huettel 1988; Roelofs *et al.*, 1987);
- kérdéses volt, hogy mennyire általános elterjedtek a szexferomonok a rovaroknál, és ezen belül a lepkéknél.

Az fentebb idézett alapvető forrásmunkák évszámainak láncolata mutatja, hogy egyetemi doktori értekezésem (Szócs, 1982) valamint kandidátusi értekezésem (Szócs, 1990) hogyan illeszkedett időrendileg a sorhoz.

2. IRODALMI KÖRKÉP

Napjainkra a kémiai ökológia egyes részterületével foglalkozó, sokszáz oldalas szakkönyveknek egész sora jelent meg. Vaskos összefoglaló (review) cikkek ugyancsak szép számban láttak napvilágot. A folyóiratok pedig ontják a kiváló színvonalú szakcikkeket. Így például a *Journal of Chemical Ecology* és a *Chemoecology* teljes terjedelemben ilyen cikkeket közöl. Ezenfelül a *Journal of Applied Entomology*, az *Entomologia experimentalis et applicata*, az *Environmental Entomology*, a *Journal of Economic Entomology*, a *The Canadian Entomologist*, az *Annals of the Entomological Society of America* szinte valamennyi számában találunk kémiai ökológiai tárgyú cikket. Rendszeresen közöl ilyen cikkeket a *Archives of Biochemistry and Molecular Biology*, a *Journal of Insect Physiology*, a *Ecological Entomology*, a *Journal of Pest Science*, és a magyar kiadású *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* is. A sor pedig korántsem teljes. Így talán érthető, hogy a jelen Értekezésben semmiképpsem sem vállalkozhattam átfogó irodalmi áttekintésre, márcsak a terjedelmi korlátok miatt sem. E helyett inkább egy irodalmi körképet kísérek meg felvázolni, segítve az Olvasó tájékozódását, azokra a részterületekre összpontosítva, amelyhez a jelen Értekezés kísérletes része leginkább kapcsolódik.

2.1. Átfogó jellegű, klasszikus szakkönyvek

Martin Jacobson „*Insect Sex Attractants*“ (1965) c. könyve volt az első feromonokkal foglalkozó, átfogó jellegű mű, amely manapság tudománytörténeti dokumentum.

Az első olyan könyv, jóllehet 1974-ben jelent meg, amelyik szemléletében, rendszerében és alapvető jelenségeket tárgyaló példáiban egyaránt ma is utat mutat, az a Martin Birch által szerkesztett „*Pheromones*“ c. munka. A rovarokról szóló részben a feromon mirigy szerkezetével, a feromon érzékelésével, a feromonok által kiváltott viselkedési választ befolyásoló környezeti tényezőkkel (ellentétben a fiziológiai szabályozással foglalkozó, mára már jobbra elavult résszel), valamint a szexferomonoknak a reprodukcióban játszott szerepével foglalkozó fejezeteket emeljük ki. Hasonlóan klasszikus, de ma is sok tekintetben jól használható alapl művek a H. H. Shorey és John J. McKelvey, Jr. által szerkesztett „*Chemical Control of Insect Behavior. Theory and Application*“ (1977) valamint az F. J. Ritter által szerkesztett „*Chemical Ecology: Odour Communication in Animals*“ (1979) munka.

2.2. Terminológia

Mint ahogy azt tapasztalhatjuk szinte valamennyi tudományterület esetében, így a kémiai ökológiában is színes képet mutat a terminológia. Ennek ellenére az alapvető fogalmak definíciói többé-kevésbé általánosan elfogadottak. A „Bevezetés“ c. fejezetben már idéztem a kémiai ökológia (*chemical ecology*) (Ritter, 1979), valamint a feromon (*pheromone*) meghatározását (Karlson and Lüscher, 1959; cit Birch, 1974). Ennél kissé szövevényesebb a fogalmak rendszere. Shorey (1973) valamint Nordlund and

Lewis (1976) terminológiai rendszerét korábban már megkíséreltem összefésülni (Szöcs, 1990). Ezek szerint:

1. szint

Valamennyi, kémiai kommunikációban résztvevő anyag:
szemiokemikália (*semiochemical*) (Law and Regnier, 1971)

2. szint

- 2a Fajok közötti kémiai kommunikációban résztvevő anyagok:
allelkemikália (*allelochemic*) (Whittaker and Feeny, 1971)
- 2b Fajon belüli kémiai kommunikációban résztvevő anyagok:
feromon (*pheromone*) (Karlson and Lüscher, 1959;
cit. Birch, 1974)

3. szint

- 3a Adaptív előnyt jelent a kibocsátó számára:
allomon (*allomone*) (Brown, 1968)
- 3b Adaptív előnyt jelent a felfogó számára:
kairomon (*kairomone*) (Brown *et al.*, 1970)
- 3c Adaptív előnyt jelent a kibocsátó és a felfogó számára is:
szinomon (*synomone*) Nordlund and Lewis, 1976)

A feromonokat tovább osztjuk áthangoló (*primer*)³ feromonokra és gyors, viselkedési hatást eredményező ún. kiváltó (*releaser*) feromonokra (Wilson, 1963). A kiváltó feromonok lehetnek aggregációs-, alarm-, nyomkövető-, szex-, peterakást gátló- stb. feromonok.

Miután a fenti fogalomrendszer funkcionális alapon nyugszik, így a definíciók az információt közvetítő elegyre vonatkoznak, már amennyiben – és ez az általános – több vegyület keveréke felelős a hatásért.

Az elegyet alkotó vegyületeket ennek megfelelően feromon komponenseknek hívjuk (feromonok esetében). Amennyiben mesterségesen előállított feromonról van szó, úgy a „szintetikus“ szót szokták jelzőként használni (pl. szintetikus szexferomon komponens).

A fogalomrendszer funkcionális jellegéből az is következik, hogy egy vegyület természetesen abba a kategóriába sorolandó, amilyen típusú kommunikációban részt vesz. Ez akkor érdekes, amikor egy adott vegyületet különböző helyzetben különböző funkciót hordoz: így feromonként és kairomonként is azonosítottak. Például a *Dendroctonus brevicornis* LeConte szűbogar aggregációs feromonkomponense az exo-brevicomin a *Temnochila virescens* var. *chloridia* (Mannerheim) szúfarkasokat is vonzza (Pitman and Vité, 1971, további hivatkozásokat lásd: Borden, 1974). Az utóbbi esetben az exo-brevicomin nyilvánvalóan kairomon.

A szemiokemikáliák csoportosításánál kell megemlítenünk, hogy megalkották a rovarokra ható anyagok rendszerét is (Dethier *et al.*, 1960; cit Shorey, 1977). A két rendszer jöllehet egymástól teljesen független, hiszen a szemiokemikáliáké az élőlények kémiai kommunikációjában résztvevő hívívó anyagokról szól, míg a rovarokra ható anyagok rendszere sem a természetes eredettel sem pedig a két fél közötti kommunikáció tényével nem

³ A „*to prime*“ = áthangolni igéből (angol).

foglalkozik (gyakorlati szempontból viszont nagyon is hasznos felosztás), mégis sok a hasonlóság. Így az egyes kiváltó feromonoknak többé-kevésbé megfelelően Dethier rendszere megkülönböztet mozgást-, táplálkozást-, peterakást serkentő, ill. gátló anyagokat. A legszembetűnőbb a megfeleltetés a szexferomon és szexattraktáns kifejezéseknél. Sajnos itt a leggyakoribb a következtetlen szóhasználat, olykor még az igényes szakirodalomban is. Itt most csak egy példával szeretnék utalni a különbségre. Ha egy (szintetikus) vegyületről bebizonyították, hogy egy lepkefaj hímjeit vonzza, akkor az Dethier felosztása szerint szexattraktáns. Amíg azonban nem nyer bizonyítást a kommunikáció ténye (*t.i.*, hogy a faj nőtényei valóban termelik a szóbanforgó anyagot), addig az nem nevezhető szexferomonnak. Sokszor nyer később bizonyítást, hogy a szexattraktánsként leírt vegyület valóban a hímek és nőtények közötti kommunikáció hordozója, tehát szexferomon, de azért akad ellenpélda is. Ilyen ellenpélda lehet, ha egy természetben elő nem forduló (szintetikusan előállított) feromon-analóg rendelkezik vonzó hatással.

2.3. Szelektív kémiai kommunikációs csatornák

Egy összetett példán szép, szemléletes ábra segítségével mutatja be a főbb izolációs lehetőségeket Christer Löfstedt (1984) svéd kutató. A pókhálós molyok (Hyponomeutidae / Yponomeutidae) családjában számos faj szexferomonjában megtaláljuk a *cisz-* és a *transz-11-tetradecenil* acetátot (E11-14Ac, Z11-14Ac) (Rövidítések: ¹). Míg e két komponens különböző arányú keverékei szelektíven vonzzák a *H. cagnatellus* Hbn., *H. rorellus* Hbn. valamint *H. plumbellus* Schiff. hímjeit, addig a *H. vigintipunctellus* Retz., a *H. evonymellus* L. és a *H. padellus* L. egymással jelentős mértékben „átfednek“, azaz hímjeik hasonló arányú keverékekkel vonzhatóak. A három utóbbi faj közül a *H. padellus* szexferomonjában azonban egy további vegyület, a Z11-16Ac is szerepel, és a három komponensű keverék már fajspecifikus. A *H. vigintipunctellus* és a *H. evonymellus* pedig a feromontermelés és –feromonforráshoz történő orientációs viselkedés napszaki ritmus alapján különül el egymástól: míg az előbbinél ez az időszak a sötétedés beállta utáni időszakra korlátozódik, addig az utóbbi faj esetében a pirkadatot megelőző időszakra.

2.4. Feromonok kemotaxonómiai megközelítésben

Ahogy sorra egyre több lepkefaj szexferomonjának kémiai szerkezetét azonosították feltűnt, hogy hasonló alapszerkezetekhez tartozó vegyületekről van szó. A leggyakoribb alaptípust kétségtávol az olefin acetátok és származékaik alkotják. Ide tartozik például a *Trichoplusia ni* Hbn. bagolylepke szexferomonja (Berger, 1966). A másik fő típusba a polién típusú szénhidrogének és származékaik tartoznak. Ebben a csoportba már jóval kevesebb faj feromonja tartozik. Később is fedezték fel a csoport első képviselőjét (a kis téliaraszoló, *Operophtera brumata* L. szexferomonját, Bestmann *et al.*, 1982; Roelofs *et al.*, 1982).

Ami az olefin acetát származékokat illeti, Roelofs és Cameau (1971) már igen korán felhívta a figyelmet arra a jelenségre, hogy bizonyos taxonokra bizonyos molekula-szerkezeti sajátosságok, sőt molekulák jellemzőek. Így például a bagolylepkék Plusiinae alcsaládjára a Z7-12Ac, a

Pyrilidae családra (*sensu lato*) pedig a E- és Z11-14Ac előfordulása. Klasszikus példájuk, hogy a sodrómolyoknál az Olethreutinae alcsaládra a 12 szénatomos lánc, míg a Tortricinae alcsaládra a 14-es szénlánc hossz a jellemző (ez a megállapítás a rengeteg új adat fényében is többé-kevésbé máig érvényes maradt).

Igényes, sok faj adatára épülő, a betöltetlen lehetőségekkel (értsd: egy olyan, az adott alaptípusba tartozó szerkezet, amelyről nem ismeretes, hogy valamelyik faj feromonja lenne) is számoló elemzés a szitárok (Sesiidae) családjá és az oktadekedienil komponensek vonatkozásában Greenfield és Karandinos (1979) tollából látott napvilágot.

Érdekes módon a hetvenes évek végén és a nyolcvanas években felvirágzott egy irányzat, amely a feromonkomponeseknek és ezekkel kémiai rokon vegyületeknek az érintett fajok hímjeinek csápján kiváltott elektrofiziológiai válaszreakció alapján kísérelt meg – tegyük hozzá, hogy igen figyelemreméltó módon – kemotaxonómiai összehasonlításokat végezni. Ennek előfutára Priesner (1979) nagy lélegzetű munkája, amely azzal indít, hogy 30 lepkefaj (amely 8 családot képvisel) feromonkivonatának hatását vizsgálja ugyanazon fajok hímjeinek csápján (30 x 30-as kontingencia táblázat), majd rátér egyes szintetikus anyagok sorozatvizsgálatára is. Michel Renou és csoportja nemsokára jónéhány tanulmányt jelentet meg a témában. Így a Guadeloupe szigeteken élő 61 bagolylepke (Noctuidae) faj elektroantennográfiás választását hasonlítja össze Renou *et al.* (1986), majd neotrópikus Catocalinae alcsaládba tartozó fajok (Noctuidae) feromon specifikitását értékeli többváltozós módszerrel (Renou *et al.*, 1988a). Figyelemreméltó a sodrómolyok (Tortricidae: Tortricinae) Archipini tribuszába tartozó 14 faj csápválasztásának összehasonlítása a Z11- ill. E11-14Ac vonatkozásában (Renou, 1989).

Nagy feromon adatbázisra épülő, többváltozás módszerrel végzett összehasonlítás közöl bagolylepkéknél Renou *et al.* (1988b). Látványos különbségeket mutat ki jónéhány alcsalád vonatkozásában. Felveti a módszer használhatóságának a kérdését is a bagolylepkék rendszerezésében, törzsfajlódási viszonyainak jobb megvilágításában.

2.5. Kemotaxonómia és feromon-bioszintézis

Nem tekinthetem feladatommak, hogy jelen dolgozatomban a lepkék szexferomonjának bioszintéziséről akárcsak vázlatos képet is nyújtsak. E helyütt dióhéjban csak arra utalok, hogy milyen főbb tendenciák rajzolódnak ki a két fő feromon alaptípus és magasabb taxonok vonatkozásában. Remek összefoglaló munkájukban Roelofs és Cameau (1984) rámutat, hogy az olefin acetát típusú feromonok bioszintézise a palmitinsavból indul ki, és felvázolja az akkor még csak feltételezett, de azóta már jónéhány faj esetében bizonyított bioszintetikus út főbb lépéseit (delta-11-deszaturáció, és béta oxidáció révén a szénlánc hosszának csökkentése C₂-es egységgel). Ilyen a szexferomonja a sodrómolyoknak és a bagolylepkéknek többségének (ez utóbbi esetében néhány, kis fajszerű alcsalád képezi a kivételt). Ide tartozik továbbá a Pyralidae és a Sesiidae⁴ család is, valamint egy sereg további család is. A másik nagy csoportot a poliének és származékait alkotják, amelyek

⁴ A Sesiidae családban a láncsökkentés helyett láncnövekedéssel történik a bioszintézis.

bioszintézise a linol- vagy a linolénsavból indul ki. Roelofs és Cameau (1984) ide vonatkozó példái közül - az újabb eredményeket is figyelembevéve - a medvelepkék és az araszolók egyes taxonjait, valamint a bagolylepkék egyes alcsaládjai kívánczik kiemelésre.

2.6. Feromonok szerepe evolúciós folyamatokban

A lepkék feromonjai természetesen nem fosszilizálódnak, hiszen illatanyagok, sőt olyan lepke-ősmaradvány sem ismeretes, amelyen a feromontermelő struktúrák fennmaradtak volna. Ilyen nem is várható, hiszen a lepkék feromonmirigye valójában egy módosult hengerhám sejt réteg, amely kitinizált részeket nem tartalmaz. A feromon felfogására szolgáló érzékszőrök rendelkeznek ugyan kitinréteggel, ez azonban mikroszkópikus méretű, ezért ez esetben sem reménykedhetünk abban, hogy – akárcsak morfológiai szempontból – értékelhető fosszilis maradványokra bukkanjunk. Amennyiben mégis sikerülne ilyen leletet találni, bizonyára akkor sem jutnánk sokkal előbbre, mivel a recens fauna vizsgálata alapján nyilvánvaló, hogy a csápon lévő kémiai érzékszőrök morfológiája (lepkék a feromonkomponensek érzékelése a sensilla trichoidák segítségével történik) semmit sem árul arra vonatkozóan, hogy az adott sensillum milyen vegyület felfogására specializálódott. Ez lehet az oka annak, hogy az egyik, közelmúltban megjelent, rovar fossziliákkal foglalkozó összefoglaló mű lepkékről szóló fejezete is csupán arra szorítkozik, hogy a recens lepkefajok alapján szerkesztett törzsfajlódási kapcsolatokat egy ábrán szemléltesse (Kozlov *et al.*, 2002). Figyelemre méltó a törzsfán, hogy az elágazási pontok alapjául szolgáló szempontok egyike, hogy a feromonmirigy a potroh „végén” (azaz a tojócsövön, vagyis a 8. és 9. szelvény között) található (Fig 297, p. 224, 15. szempont), szemben az ősi bélyeggel, hogy a feromonmirigy a 5. potroh szelvény dorzális részén helyezkedik el, mint pl. az almalevél-törpeaknázómoly (*Stigmella (Nepticula) malella* Stainton) (Nepticulidae), (Tóth *et al.*, 1995), és az *Eriocrania* spp. (Eriocraniidae) molylepke fajoknál (Kozlov *et al.*, 1996), vagy pl. a lepkék ősenél, a tegzesek esetében (Löfstedt *et al.*, 1994).

Marad tehát a recens fauna elemzése. Sok tanulmány kísérel meg különböző léptékű elemzéseket (az elemzések, hipotézisek az egyes génuszok szintjétől a rend egészének szintjéig terjednek). Mielőtt egy-egy kiragadott, nagyívű tanulmányt ehelyütt idézek, talán nem lényegtelen megemlíteni, hogy becslések szerint nagyságrendileg mintegy 10^5 az eddig leírt lepkefajok száma a Földön, ugyanakkor két nagyságrenddel kevesebbre, csupán 10^3 -ra tehető azoknak a lepkefajoknak a száma, amelyek szexferomonjára vagy – attraktánsára vonatkozóan legalábbis valamiféle adattal rendelkezünk a kémiai szerkezetüket illetően. Tehát helyénvaló, hogy következtetéseink levonásánál óvatosan, kellő visszafogottsággal járunk el.

Mikroevolúciós léptékű megközelítésben talán a legfontosabb annak felismerése, hogy a szexferomonok meghatározó szerepet játszanak abban, hogy közeli rokonságban lévő lepkefajok párosodás előtti elkülönülése (*precopulatory reproductiv isolation*) fennmaradjon. Erre vonatkozóan sok-sok példát lelhetünk a szakirodalomban. Érdekes összevetni klasszikus példákat mostaniakkal. Roelofs és Cardé (1974) könyvfejezete kristálytisztán, ma is kifogástalan pontossággal mutatja be, hogy az *Argyrotenia velutinana*

Walker és *Choristoneura rosaceana* Harris sodrómolys fajok hogyan különülnek el egymástól (eredeti hivatkozás: Roelofs and Comeau, 1971), és hasonlóképpen, hogy a *Clepsis spectrana* Treitschke és az *Adoxophyes orana* Fischer von Röslerstamm (szintén sodrómolys fajok) hogyan különülnek el egymástól ugyanazon két komponens különböző arányú keverékei szerint (eredeti hivatkozás: Minks *et al.*, 1973). A két példáról bemutatott szemléletes ábra csapdák fogási adatain alapul, mindkettő egyszerű oszlopdiagramm. Ugyanezt a jelenséget mutatja be *Cryptophlebia*, *Centroxena* és *Eucosma* génuszba tartozó sodrómolys fajok esetében Vang *et al.* (2005). Az ugyancsak szemléletes ábrák a mai legmodernebb technikával elért eredményeket tárják elélnk. Így bioszenzoros gázkromatográfiás ábrák (ennek bemutatását lásd a jelen Értekezés „Anyag és Módszer“ fejezetében), különböző üzemmódban felvett tömegspektrumok közt találhatjuk meg a szabadföldi csapdázások táblázatos formában közölt eredményeit. Hasonlóképpen, a feromonkomponensek arányain alapuló reproduktív izolációt tár fel három koreai sodrómolys fajnál (*Adoxophyes orana*, *A. honmai*, *A. sp.*) Yang *et al.* (2009). E cikknek külön érdekessége, hogy a Koreában e munka nyomán dominánsnak bizonyult *A. sp.* faj szexferomonjának összetételét a Szerzők feltárták, de faji hovatartozását nem sikerült egyértelműen tisztázniuk. Összevetve a hetvenes évek idevágó cikkeit a három évtizeddel később született cikkekkel, szembeötlő, hogy jóllehet a technika sokat fejlődött, mindazonáltal a feltárt jelenség lényege, a reproduktív izoláció ugyanazon az alapelven, a szexferomon komponenseinek eltérő arányán nyugszik.

Löfstedt (1991) munkájában a feromon bioszintézisében résztvevő deszaturáz enzimekre épülő törzsfá és a primitív lepkék és a tegzesek kapcsolatát taglaló részek sok érdekességet, és ugyanakkor hiptotetikus elemeket is tartalmaznak. Löfstedt (1991) ebben a munkájában Butin (1988) nyomán a speciáció típusaival, az ún. megerősítő- („*reinforcement*“) és a jellegszétválásos („*character displacement*“) szelekciós folyamatokkal foglalkozik, a lepkék szexferomonjainak szempontjából. Rámutat arra, hogy szimpatrikus, egymással genetikailag kompatibilis populációk között reinforcement szelekció működhet, amennyiben a hibrid utódnemzedék életképessége elmarad a szülői vonalaktól. Ez a feromonkommunikáció szétválásához vezet. Erre példa a *Hyponomeuta* génuszban a *padellus* csoport fajainak feromona (morfológiai nagyfokú a hasonlóságuk, tápnövényük különböző, de laboratóriumi körülmények között hibridizálódnak). Ezzel szemben, amennyiben egymással nem kereszteződő populációk (pl. rendszertanilag távol ill. távolabb állnak egymástól, nincs életképes utódjuk) feromona hasonló, úgy erős szelekciós nyomás lép fel annak érdekében, hogy a feromon különbözővé váljék, tehát ez esetben character displacement útján zajlanak a folyamatok. Erre példa *H. cagnatellus*, *H. irrorellus* és a *H. plumbellus*, amelyek ugyanazon a tápnövényen osztoznak, ám morfológiailag eltérőek (lásd még: Löfstedt *et al.*, 1991).

A kukoricamolys (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) (Lepidoptera: Pyraustidae) különböző tápnövényen fejlődő, szimpatrikus populációi között, az ún. *assortativ mating* folyamánként, 95%-nál nagyobb mértékű reproduktív izoláció valósul meg (Malaus *et al.*, 2005). Egy Franciaországban végzett összehasonlító vizsgálat szerint a kukoricán (*Zea mais* L.), fekete ürmon (*Artemisia vulgaris* L.), és komlón (*Humulus lupulus* L.) fejlődő populációk genetikailag különböznek egymástól (Pelozuero *et al.*, 2004). A Szerzők azt is

kimutatták, hogy mindez korrelál a populációk feromon összetételével: a kukoricáról kinevelt egyedek döntő többsége a Z-feromon vonalhoz tartozott, míg a komlón és ürmön nevelkedett egyedek kivétel nélkül az E-feromon vonalhoz tartoztak. Megjegyzem, hogy az eredmények csak kellő körültekintéssel adaptálhatók a Kárpát-medencére, mivel a hazánkhoz legközelebb Žalec / Celje (Szlovénia) térségében tenyésztő E-vonal nagymértékben fertőzi a kukoricát – lásd pl. Kárpáti *et al.* (2007).

A kukoricamolyéhoz nagymértékben hasonló a hazánkban nem tenyésztő *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae) esete. A kukoricán és a rizsen károsító populációk között a párosodási napszaki ritmusában (a sötét perióduson belül) mutatkozó különbségre már Pasley *et al.* (1992) rámutatott. Azt, hogy a két tápnövény-vonal között a szexferomon összetételében (arány) is jelentős különbség van, ami önmagában is képes a reprodukív izoláció fenntartására Lima és McNeil (2009) mutatta ki. A feromon komponensek feltételezett bioszintézisében résztvevő deszaturáz enzimeket feltehetően kódoló génekben mutatkozó különbségek mindezt alátámasztani látszanak (Groot *et al.*, 2008).

2.7. A feromonérzékelés: az elektrofiziológiától a neuroanatómiáig

A feromont felfogó kémiai érzékszőrök anatómiája, alaktana jól kikutatott területnek számított már a feromonkutatás hajnalán. Ki gondolta volna akkor, hogy mennyi újat hoz majd itt is a technika, ez elektrofiziológia és a biotechnológiai fejlődése. Különösen szembetűnő ez a működés feltárása érdekében folytatott kutatások eredményeinek (tegyük hozzá: eddigi eredményeinek, merthát a fejlődés itt is lenyűgöző) ismeretében. Erről egy immár másfél évtizede megjelent kitűnő összefoglaló műből tájékozódhatunk (Hansson, 1999). Az azóta bekövetkezett rohamos fejlődést jól mutatja Kárpáti *et al.* (2008) munkája, amely érdekes funkcionális neuroanatómiai összehasonlítást közöl a kukoricamoly a Z- és E-törzseinek feromon-érzékelése között.

A biotechnológia térhódításával divatos témává vált a feromont- ill. az illatanyagokat megkötő fehérjék vizsgálata (PBP, OBP) (Rövidítések: ²), jóllehet a funkciók tisztázása jobbra még várat magára.

2.8. A feromonbioszintézis szabályozása

Már régóta ismeretes, hogy a feromontermelés napszaki ritmust mutat. Ez reprodukív izolációs tényező lehet közeli rokonságban álló, szimpatrikus fajoknál. A lepkefajok többségénél a nőstények a feromont nem tárolják, hanem *de novo* bioszintetizálják (majd kibocsátják) a fajra jellemző napszakban. A kezdeti tapogatódzások után az igazi áttörést a feromontermelés beindításáért felelős neurohormon felfedezése jelentette (Raina and Klun, 1984). Az akkor még csak agyi faktorként („*brain factor*“) emlegett neurohormont később ugyancsak Ashok Raina és csoportja megtisztította, és felállította a feltételezett hatásmechanizmus sémáját is (Raina and Menn, 1987). Ebben a cikkben nevezték el a neurohormont: „*pheromone biosynthesis-activating neuropeptide*“ (PBAN) (Rövidítések: ³). Ez az elnevezés azóta is általánosan használatos. Nem sokkal később sikerült a szekvenálás is (Raina *et al.*, 1989). Mindez olyannyira felvirágoztatta a

feromonok bioszintézisének kutatását, hogy egész kutatócsoportok kezdtek el ezzel a témával foglalkozni. Az eredményekről jó áttekintést kaphatunk egy vaskos konferenciakiadványból (Cardé and Minks, 1997). Mindazonáltal a mai napig a tucatot alig haladja meg azoknak a lepkefajoknak a számára, amelyeknél a feromon bioszintéziséről részletes ismereteink vannak. A sort a selyemlepke és *Heliothis* / *Helicoverpa* fajok vezetik.

Színfoltot azok az legújabb cikkek jelentenek, amelyek a feromonbioszintézis sejten belüli kompartmentalizációját boncolgatják (Fónagy *et al.*, 2005), hiszen olyan kérdéseket vetnek fel, mint a receptorok molekuláris szintű lokalizációját és a szabályozás finom részleteit.

2.9. Feromonok és genetika

Korántsem az első, mégis alapvető mérföldkő a feromontermelés és –érzékelés öröklésmenete terén Roelofs *et al.* (1987) cikke. Nemcsak azért mérföldkő, mert a kukoricamoly feromonvonalaival foglalkozik, hanem mert példamutató alapossággal tárja fel F_2 nemzedékig, ill. visszakeresztezett (backcross) utódokig a feromontermelés és érzékelés öröklődésmenetében mutatkozó különbségeket. A kukoricamoly kedvelt kísérleti rovarává vált a későbbi tanulmányoknak is. Így például a nőtények feromontermelését és a hímekből kiváltott választ szabályzó genetikai háttér függelenségére mutat rá Löfstedt *et al.* (1989), vagy a feromon bioszintézisében résztvevő reduktáz rendszer szelektivitását vizsgálta Zhu *et al.* (1996). A sorozat napjainkban is folytatódik. Így egy európai felmérés eredményeképpen különböző tápnövényen élő populációk közötti genetikai különbségeket tár fel Leniaud *et al.* (2006). Észak-Amerikában végzett vizsgálatok során ugyanakkor a populációk közötti jelentős mértékű gén áramlásról (gene-flow) számolnak be több tanulmány (Kim *et al.*, 2009; Krumm *et al.* 2008). A faj összetett kémiai kommunikációjának evolúciós hátterét boncolgatva, közelebbről a hím afrodiziákum és a nőtények szexferomon termelés genetikai összehangoltságát tekintve pleiotrópiára mutat rá Lassance és Löfstedt (2009).

A genetikai vizsgálatok további kedvenc alanyai a *Helicoverpa* / *Heliothis* fajok. *Helicoverpa armigera* populációkat vizsgál és vet össze a testvér fajjal (*H. zea*) a mitokondriális DNS vizsgálata révén Behere *et al.* (2007). Ugyancsak a *H. armigera* fajt vizsgálja, ezesetben a *H. assulta* fajjal összevetve, mégpedig a feromontermelés genetikai szabályozása szempontjából Wang *et al.* (2008). A témakörben figyelmet érdemel Sheck *et al.* (2006) és Groot *et al.* (2009a) cikke. Ezek a cikkek a *H. virescens* és a *H. subflexa* fajokat ill a két fajt hibridjeit hasonlítják össze, ugyancsak a feromontermelés genetikai szabályozása szempontjából.

Egy friss, átfogó tanulmányt olvashatunk a témában Groot *et al.* (2009b) tollából. A középpontban itt is *Ostrinia* ill. *Helicoverpa* / *Heliothis* fajok állnak.

2.10. Gyakorlati vonatkozások

Az a gondolat, hogy a feromonokat a kártevő rovarok rajzásának megfigyelésére, tehát növényvédelmi célra használjuk fel, gyakorlatilag egyidős a feromonkutatással. Már a selyemlepke szexferomonjának meghatározását követő feromon-azonosításokról szóló cikkek közül több is

említi a bevezetésében, hogy a kutatást az motiválta, hogy a szűz nőtény lepkékkel csalétkezett szex-csapdákat szintetikus szexferomonnal működő csapdákra lehessen lecserélni. Példa erre a gyapjaslepke (*Lymantria dispar*) (Bierl *et al.*, 1970), vagy a tarka szőlómoly (*Lobesia botrana*) (Roelofs *et al.*, 1973) feromonmeghatározásáról szóló, tudománytörténeti mérföldkönek számító közlemény.

2.10.1. A feromoncsapdázás mérföldkövei hazánkban

Hazánkban is meglehetősen korán kezdtek el szűz nőtény lepkékkel csalétkezett szex-csapdákat a rajzás nyomkövetésére (Tisza, 1970), vagy éppen a kártevő diszperziójának tanulmányozására (Vojnits, 1973) alkalmazni. A hazai kutatás-fejlesztési stratégia ekkor válaszút előtt állt: vegye át a külföldi „kész” eredményeket, és külföldi kutatócsoportok által publikált szerkezetmeghatározások alapján világcégek által forgalmazott szex-csapdák alkalmazására szorítkozzék, vagy saját feromon-kutatást indítson-e el. Jermy Tibor akadémikus, rovarökológus reakciója gyors, és – ma már tudjuk – sikeres volt: a hazai különleges ökológia viszonyok és a rendkívül gazdag, jellegzetes rovarvilág megkívánja az önálló kutatási irány életrehívását. Ennek köszönhetően hamarosan napvilágot láttak az első cikkek (Szentesi *et al.*, 1975, Novák *et al.*, 1979). Az innovációs lánc kiteljesedett: Dr. Tóth Miklós akadémikus több évtizedes lendületes munkája nyomán létrehozta a Csalomon[®] feromoncsapda-családot. A kutatási eredmények alapján előállított feromoncsapdákat az MTA ATK Növényvédelmi Intézet forgalmazza hazánkban és küldölkön egyaránt.

2.10.2. Feromoncsapdák: körkép a nagyvilágban

A mai körkép igazán impozáns. Sok száz rovarfaj, elsősorban a lepkék, bogarak rendjéből, továbbá egyes kétszárnyúak – szexferomonja / szemiokemikáliáiak meglehetősen részletességgel ismert, és ennek többszöröse azoknak a mezőgazdasági szempontból jelentős rovarfajoknak a száma, amelyek esetében e téren jöllehet még csak részleges, de gyakorlatban már ennek ellenére alkalmazható ismeretekkel rendelkezünk (lásd pl. El-Sayed, 2011: www.pherobase.net).

A feromonok gyakorlati alkalmazásnak lehetőségei közül feromoncsapdákkal foglalkozom tüzetesebben, és itt is az előrejelzés, a monitorozás tárgykörére szorítkozom elsősorban.

A feromoncsapdák elterjedt alkalmazását jelzik, hogy például a gyapjaslepke (*L. dispar*) detektálására világviszonylatban kb. negyedmillió feromonkapszulát használnak évente, de a monitorozásra és tömeges csapdázásra együttesen felhasznált feromonkapszulák száma a dél-amerikai paradicsommoly (*Tuta absoluta*) és az aszilványmoly (*Plodia interpunctella*) esetében a 2-2 milliót, a gyapottok-bagolylepke (*Helicoverpa armigera*) és a betűzőszú (*Ips typographus*) esetében kb. a 800-800 ezret éri el (cit. Witzgall *et al.*, 2010).

2.10.3. Feromon kibocsátók: pontosság és ipari-technológiai háttér

A szemiokemikáliák, lévén hogy szerepük az információ átvitelére korlátozódik, legfőbb előnye a specifitás és az a sajátosságuk, hogy alapvetően nem mérgezőek. Működési elvüket tekintve szabályozó anyagok (viselkedés-szabályozók), ezért általában rendkívül kis mennyiségben hatásosak (különösen a szexferomonok), ám specifitásukból adódóan csak az adott kontextusban fejtik ki a hatásukat, ugyanakkor kevésbé perszisztensek. Mindez - gyakorlati alkalmazásuk esetében - tovább csökkenti a környezeti kockázatot.

A feromonok gyakorlati alkalmazásának talán leginkább kézenfekvő módja a kártevők rajzásának nyomonkövetése. Lepkék párosodási magatartás-lánca (a nappali lepkék kivételével) egyazon sémát követ: ha a nőstény szexferomonának kémiai összetételét felderítjük, akkor a szintetikusan előállított feromon vonzani fogja a faj hímjeit. Ezt a jelenséget használják ki a feromoncsapdák. Természetesen annak biztosítása, hogy a szintetikus feromon szabadföldi körülmények között is megfelelő mennyiségben jusson a kibocsátóból a környezetbe, és így valóban kifejthesse hatását és csapdába csalogassa a kártevő hímjeit, komoly kémiai-technológiai háttérrel igényelhet. Továbbá, a csapda alakja is nagy mértékben befolyásolhatja a hatásosságát. Könyvfejezetek és szakcikkek garmadája foglalkozik ezzel a kérdéskörrel, amely a feromonkutatás önálló ágát képezi. Lévén, hogy a jelen Értekezés rovtani indíttatású, így nem tekintem feladatommak a kérdés bővebb taglalását, csupán arra szeretnék rámutatni, hogy a határterületek segítségével elengedhetetlenül fontos a gyakorlati felhasználásra szánt csapdák előállításához.

2.10.4. Rajzás nyomonkövetése feromoncsapdákkal – néhány buktató elméleti háttére

Az alapelv egyszerű, a megbízható megvalósítás azonban igen sok tényezőtől múlik, így az igényes gyakorlati útmutatók, tanácsok igen sok, a részletet tisztázó kutatási eredményre épülnek. Farag *et al.* (1985) kimutatták például, hogy a feromoncsapda fogását csökkentő tényezők sorában fontos helyet foglal el a csapda által korábban (értsd: pl. a megelőző napokban) befogott, elpusztult hím lepkékből felszabaduló szaganyag, és a ragacslap felületére tapadt pikkelyek, a ragacs felületének csökkenése (a már befogott lepkék csökkentik ezt). A fenti szerzők azt is valószínűsítették, hogy a ragacsanyag megköti a csapda feromonforrásából kipárolgó szexferomon egy részét, és annak ellenére, hogy nyomnyi mennyiségekről lehet szó, ez mégis elegendő lehet ahhoz, hogy a szabadföldi viszonyok közepette ennek a megkötött feromonnak egy kis része átalakuljon, majd a így keletkezett termék kipárologjon. Reális az esélye annak, hogy ez a termék attraktáns-inhibítorként működjön, és jelentős mértékben lerontsa a csapda hatékonyságát. Azt, hogy a feromon egyik komponenséhez kémiailag hasonló vegyület az adott fajra attraktáns-inhibítorként hasson irodalmi adatok bizonyítják. Ha a ribiszke-szitkár (*Synanthedon tipuliformis* Cl.) szexferomonjához a feromon főkomponensének egyik izomérjét (a Z3,Z13-oktadekadienil acetátot) 3%-ban hozzáadjuk, akkor a csapdába befogott hímek száma olyan drasztikusan lecsökken, hogy a csapda a rajzás

nyomonkövetésére alkalmatlanná válik (Szöcs *et al.*, 1990). A szóban forgó izomér egy másik, szimpatrikus szitkár faj, az almafaszitkár szexferomonjának főkomponense (Voerman *et al.*, 1978).

A legfontosabb, hazánkban előforduló kártevők jelzésére szolgáló feromoncsapdák alkalmazására részletes útmutatást találunk Tóth (2003) munkájában.

2.10.5. Feromoncsapdák szerepe: kártevők korai észlelése, előrejelzés, védekezés időzítése

A témakör gazdag irodalmából kiemelem Clive Wall (1989) angol kutató kiváló összefoglalóját. Ehelyütt az összefoglalónak a borsómollyal foglakozó „Pea moth, *Cydia nigricana*“ c. alfejezetére utalok, arra a példára, hogy a feromoncsapdák által fogott molyok számából és a napi minimum/maximum hőmérsékletből az első védekezés optimális időpontja egy modell segítségével kiszámítható. A vetési bagolylepke előrejelzésével foglalkozó tanulmányok közül kiemelem Peter Esbjerg dán kutató sok évtizedes munkásságát, amelyben meggyőzően tárja fel, hogy a talaj téli nedvességtartalma miként befolyásolja az áttelelő hernyók mortalitását és így a következő évi várható egyedszámot, valamint azt, hogy mindez miként tükröződik a feromoncsapda fogási adataiban (Esbjerg, 1987; Esbjerg and Sigsgaard, 2014). Arról, hogy almaültetvényekben a kártevő mikrolepidoptera fajok feromoncsapdás rajzásmegfigyelése hogyan illeszthető és a hasznos parazitoidokat kímélő integrált technológiába Balázs (1997) közöl eredeti kutatásokra alapozott útmutatásokat.

2.10.6. A feromoncsapdák alapuló módszerek a kártevők gyérítésére

A jelen értekezés témaköréhez szorosan nem kapcsolódik, de rendkívül jelentős gyakorlati vonatkozásuk miatt megemlítem, hogy a feromoncsapdák nemcsak az előrejelzés eszközei lehetnek, hanem olyan technológiák épülhetnek a feromoncsapdák speciális alkalmazására, amelyek célja a kártevő populációjának közvetlen gyérítése. A tömeges csapdázás (mass trapping) módszerének az az alapja, hogy a kártevő populációjának olyan jelentős hányadát igyekezzünk csapdába ejteni, hogy a populáció fennmaradó része már ne legyen képes jelentős kárt okozni. Ez nagy vonzóképeségű szex- és/vagy aggregációs feromonok esetén lehetséges. Alapkövetelmény, hogy a megvéendő kultúrának csak néhány kulcskártevője legyen, és hogy a védekezés megkezdésekor ezek populációsűrűsége kicsi legyen. A csapdával szemben követelmény, hogy képes legyen rendkívül nagy számba összegyűjteni a kártevőt. Ennek a feltételnek a nagy fogókapacitású, erre a célra kifejlesztett csapdatípusok felelnek meg. Külön szakértelmet igényel, hogy egy adott területen minimum hány csapdát kell alkalmazni, és azokat milyen elrendezésben kell kihelyezni. A módszer raktári kártevők (pl. aszalványmoly), ill. egyes erdészeti kártevők (pl. szűbogararak) ellen vált be leginkább (lásd pl. Bakke and Lie, 1989). Egy speciális alkalmazás az ún. „lure and kill“ technológia, amikor a feromonkibocsátót kontakt peszticiddal és/vagy kemosterilánssal látják el, így a peszticid kis dózisban is jelentős hatást képes kifejteni (lásd pl. Champion *et al.*, 1989).

3. CÉLKÍTÚZÉSEK

Célkítúzéseim néhány főbb irányvonal köré csoportosíthatóak. A lepkék rendjében olyan taxonok, fajok esetében tűztem ki célul a szexferomonok segítségével történő kommunikációjuk feltárását, amely taxonokat ebből a szempontból korábban még nem, vagy csak érintőlegesen vizsgálták. Céлом volt, hogy olyan kártevő fajok szexferomonját azonosítsam, beleértve a nemzetközi, interdiszciplináris együttműködések segítségével történő kémiai azonosítást is, amely fajok feromonja korábban nem volt ismert, jóllehet a szóbanforgó fajok hazánkban és a térségben mezőgazdasági kártevőnek minősülnek. Célkítúzéseim között szerepelt továbbá, hogy a szexferomonoknak a reprodukív izolációban játszott szerepét tisztázzam egyes fajtárok, illetve taxonómiaiilag egymással közeli rokonságban álló fajok esetében. Ennek folyományaképpen azt is szerepelt a céljaim között, hogy a fenti esetekre tekintettel nagy vonzóképeségű, ugyanakkor egyben kártevő-specifikus csalogató elegyek összetételét határozzam meg, amely elegyek a későbbiek során, feromoncsapdában alkalmazva a kártevők gyakorlati célú rajzásmegfigyelésére használhatók fel. Ezeket a főbb célkítúzéseimet az alábbi pontokban foglalom össze:

- 1) Lepkék ivari viselkedésének feltárása, a szexferomon szerepének tisztázása olyan fajoknál, amelyeknél ez még nem ismeretes.
- 2) A kiszemelt fajok szexferomonjának izolálása, feromon-kivonatok készítése.
- 3) A feromon-kivonatokból az együttműködő kémikus csoport által meghatározott, majd szintetikusán előállított feromonkomponensek hatásának vizsgálata, különös tekintettel feromoncsapda csalogatóanyagának kifejlesztésére.
- 4) Taxonómiaiilag közel rokon fajok kémiai kommunikációjának vizsgálata, a kommunikációs csatornák szelektivitásának feltárása.
- 5) Fajon belüli feromonpolimorfizmus vizsgálata (különös tekintettel a földrajzilag izolált populációk tekintetében).
- 6) Egy, a korábbi hipotézisekhez nem illeszkedő összetételű, két komponensű szexferomon bioszintézis útjának feltárása (kékény-téiarszoló - *Agriopsis bajaria* Den. & Schiff.)
- 7) A kiszemelt kártevők előrejelzésére szolgáló feromoncsapda kifejlesztését megalapzó vizsgálatok (szinergista és inhibitor vegyületek, kártevő-specifitás)

A kísérletekhez – a várható új eredmények későbbi gyakorlati hasznosíthatóságot szem előtt tartva – általában olyan fajokat szemeltem ki, amelyek a térségünkben fontos mezőgazdasági kártevők. Lehetőség szerint külön figyelmet fordítottam az invázív kártevőkre. Kísérleteimbe ezenfelül szívesen vontam be a kártevő fajokhoz taxonómiaiilag közeli rokonságban lévő fajokat is. Ezeknek a fajoknak a bevonását a feromonok diverzitásának feltárása, vagy mikro-evolúciós kérdések megvilágítása érdekében tartottam fontosnak.

Új alapkutatási eredményeimet (kártévő előrejelzésére szolgáló feromoncsapda csalogatóanyagának feltárása) igyekeztem kiegészíteni a következő gyakorlati célkitűzésekkel:

- a) A szintetikus szexferomon készítmény összetételének optimalizálása szabadföldi csapdázáshoz (megfelelő feromonkibocsátó, komponensek aránya, dózis, hatástartam, kártévő-specifitás).
- b) Előnyös csapdatest formák alkalmazhatóságának vizsgálata.
- c) Felhasználóbarát csapdázási protokoll kidolgozása.
- d) Annak tisztázása, hogy a feromoncsapda fogási adatai alapján szerkesztett rajzásmenet alapján hogyan állapítható meg a védekezés optimális időszaka (egy-egy kiszemelt kulcskártévőknél) és ezáltal miként lehetséges ésszerűen korlátozni a védekezésre felhasználandó peszticidek mennyiségét.

4. ANYAG és MÓDSZER

A munkát felölelő mintegy három évtized során a módszerek természetesen sokat tökéletesedtek. Igyekeztem ez idő során az általam alkalmazott módszertant az akkori nemzetközi normákhoz igazítani. A következőkben a módszerek alapjait munkafolyamat szerinti csoportosításban mutatom be. Az egyes kísérletek specifikumait követlen az odavonatkozó eredményeket megelőzően vázolom.

4.1. A fontosabb kísérleti fajok kiválasztásának szempontjai

4.1.1. Ribizkeszitkár (*Synanthedon tipuliformis* Cl.) (Lepidoptera: Sesiidae)

A fekete- és a piros ribizli fontos kártevője, de a málnát, szedret, a köszmétét és még több más növényt is károsíthat (Mészáros, 1993a). Euráziában őshonos faj, így a ribizli termesztésében mindig is számolni kellett jelentős kártételével. Hernyója a ribizlivesszők belsejében él, így növényvédőszerrel aligha érhető el. A lepke tömeges rajzása pedig a szüret idejére esik, így ellenük sem alkalmazható vegyszeres védekezés. Az elmúlt évtizedek hazai tapasztalatai szerint az egyébként gondosan művel, nagyüzemi ribizlitáblákon szaporodott fel. Már körülbelül 100-150 éve annak, hogy más kontinensek ribizliültetvényeibe is behurcolták, vélhetően szaporítóanyaggal az abban megbúvó, áttelelő hernyók révén. Előrejelzésére több módszer is ismeretes, így a vesszők belsejében a hernyók keresése, amely mellett, hogy destruktív módszer, meglehetősen munkaigényes is, vagy a cefrecsapdák (Veszeka, 1975), amelyek hatékonyak ugyan, de nem kártevőspecifikusak és a befogott példányok állaga mennyiségi elemzésre kevésbé alkalmas. Felmerült tehát az igény a feromoncsapda kifejlesztésére.

4.1.2. Nagy téliaraszoló (*Erannis defoliaria* Cl.) (Lepidoptera: Geometridae)

Gyümölcsfák, így elsősorban a cseresznyefa, almafa valamint lombhullató erdei fák, így a tölgy, a gyertyán, a hárs lombján él. Kertészeti és erdészeti kártevő. Tömegszaporodásakor defoliációt okozhat (Reichart, 1993). Az imágók novemberben rajzanak, amikor a fénycsapdák üzemeltetését általában szüneteltetik. Kérdéses továbbá, hogy gyümölcsösökben és erdőparcellában egyáltalán megoldott-e az áramforrást igénylő fénycsapda működtetése. Felmerült tehát az igény a könnyen kihelyezhető feromoncsapda kifejlesztésére.

4.1.3. Nyárfa gyapjaslepke (*Leucoma (Stilpnotia) salicis* L.) (Lepidoptera: Lymantriidae)

A nyár és fűz kártevője. Elsősorban a ligetes területeket kedveli. Így utcai sorfák, parkok fáinak jellegzetes kártevője. Hernyói sokáig szövedékben fejlődnek, hernyói pedig erősen szőrözöttek. Mindez tovább fokozza az ellenszenvet, különösen lakott területeken. Erdőgazdasági jelentősége sem elhanyagolható, kiváltképpen a telepített nyárasokban. Ezt jól mutatja, hogy e faj ellen alkalmaztak hazánkban először mikrobiológiai védekezési módszert (Szalay-Marzsó *et al.*, 1991). Hazánkban egy és kétnemzedékes populációi élnek, amelyek között a határvonal kb a 3200 °C izotherma mentén húzódik (Mészáros, 1993b). Fényszennyezés városi környezetben, az utcai sorfákra

kérdéses, hogy eredményesen telepíthető-e a fénycsapda, erdőparcellában pedig az áramellátás jelent gondot. Felmerült tehát az igény a feromoncsapda kifejlesztésre.

4.1.4. Sörtés tölgyaknázómoly (*Tischeria ekebladella* Bjerkander, 1795; szin.: *T. complanella* Hübner, 1817) (Lepidoptera: Tischeriidae)

A tölgyek és a szelídgesztenye régóta ismert kártevője (Escherich, 1931; Györffy, 1959; Szócs, 1977). Újabban faiskolákban, erdészeti csemetékertekben és városi zöldterületeken okoz olykor látványos károkat (Jordan, 1995; Csóka, 1997; Csóka 2003; Hirka, 2007; Skuhravy *et al.*, 1998; Szabóky és Leskó, 1998). A mesterséges fény kevésbé vonzza (Gozmány, 1965), így fénycsapdák alkalmazása márcsak ezért sem perspektívikus. Felmerült tehát az igény a feromoncsapda kifejlesztésre.

Tudomáson szerint a Tischeriidae család egyetlen egy fajának sem azonosították még a szexferomonját. Ezért a *T. ekebladella* feromonjának vizsgálata érdekes eredménnyel kecsegtetett, különösen, ha azt is tekintetbe vesszük, hogy a Tischeriidae család meglehetősen ősi, és az ősi lepke családok fajainak feromonjáról csupán kevés ismerettel rendelkezünk.

4.1.5. Vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella* Deschka and Dimic) (Lepidoptera: Gracillariidae)

A városi zöldterületek (urban ökoszisztéma) viszonyaihoz gyorsan alkalmazkodott, új, invázív kártevő. Szinte kizárólag a fehér virágú bokrétafát (vadgesztenyefa – *Aesculus hippocastanum*) károsítja, azt viszont látványosan. Nyár derekára akár egész fasorok lombzatának asszimiláló szöveteit tönkretelheti, amelynek következtében a levelek megszáradnak, megpöndörödnek, és le is hullanak. Így a fa nemcsak hogy díszítő értékét veszti el, de árnyékot sem ad (Czencz és Bürgés, 1996; Kerényiné-Nemestóthy, 1997). Tömeges megjelenésekor (Budapest: 1994-1995) a lakosság és a média figyelmét egyaránt felkeltette. A báb alakban való áttelelést követő előrejelzése az avarból kikelő imágók megfigyelésével valamint a fatörzsön pihenő imágók számlálásával (Kerényiné-Nemestóthy, 1997) megoldható ugyan, de körülményesen. Bár nappal rajzik, a színcsapdák nem vonzzák (Szócs, közöletlen). Felmerült tehát az igény a feromoncsapda kifejlesztésre.

Nemrégén írták le, mint tudományra új fajt, amely egyben a génusz első európai képviselője (Deschka and Dimic, 1986). Vélelmeztem, hogy merőben új feromonszerkezet várható.

4.2. A laboratóriumi kísérletekhez szükséges lepkék nevelése

A kísérletekhez a kiszemelt fajokat vadon gyűjtöttem be (leginkább imágó, egyes fajok esetében hernyó vagy báb alakban) és rendszerint tenyészetet alapítottam. A hernyók nevelése alapvetően tápnövényen történt, izolátorokban, szabadföldi körülmények között. Az obligát diapauzát feloldani, befolyásolni nem sikerült, ezért a tenyésztés az adott faj természetesen életciklusához igazodott. A tenyészeteket szükség esetén több éven át tartottam fennt. Esetenként kineveléssel is nyertem imágókat. A fontosabb fajok esetében a tenyésztés körülményei a következők voltak:

Faj	Begyűjtés hozzávetőleges helye /helyei	Begyűjtött fejlődési alak	Tápnövény, amin neveltem	Megjegyzés
Ribizske szitkár, <i>S. tipuliformis</i>	Fertőd, Kemence, Bernecebaráti	Áttelelő hernyó	Termesztett fekete ribizli vessző	kinevelés
Nagy téliaraszoló <i>E. defoliaria</i>	Budai-hegység	imágó	cseresznye gyertyán	tenyésztés
Szegélyes téliaraszoló <i>E. marignaria</i>	Budai-hegység	imágó	kocsánytalan tölgy	tenyésztés
Tölgy- tavaszaraszoló <i>E. leucophearia</i>	Budai-hegység	imágó	kocsánytalan tölgy	tenyésztés
Kökényaraszoló <i>E. bajaria</i>	Velencei- hegység	imágó	kökény	tenyésztés
Aranysárga téliaraszoló <i>E. aurantiaria</i>	Síkfőkút, Bükk-hegység	hernyó	kocsánytalan tölgy	tenyésztés
Tollascápú téliaraszoló <i>C. pennaria</i>	Budai-hegység	imágó	körte	tenyésztés
Tavaszi- kökényaraszoló <i>Th. rupicaprararia</i>	Budai-hegység	imágó	kökény	tenyésztés
Északi téliaraszoló <i>O. fagata</i>	Pilis-hegység, Mátra-hegység	imágó	bükk	tenyésztés
Tölgyaknázó- sörtésmoly <i>T. ekebladella</i>	Budai-hegység	hernyó, áttelelő báb	kocsánytalan tölgy	kinevelés
Vadgesztenyelevél- aknázómoly <i>C. ohridella</i>	Budapest, Nagykovácsi	hernyó, áttelelő báb	vadgesztenye	kinevelés

További részletek:

Ribizkeszitkár: begyűjtés áttelelő hernyó alakban, termesztett fekete ribizliről. Kezdetben a vesszőkből gyűjtöttem az áttelelő hernyókat és táptalajon neveltem imágóvá (táptalaj: Nagy, 1970), később a begyűjtött vesszőkből közvetlenül neveltem ki lepkéket. Egyes években a nyessedék több köbméterre rúgott (szállítás: IFA tehergépkocsival). Báb vagy imágó alakban szexáltam.

Téli- és tavaszaraszoló fajok: Általában imágókat gyűjtöttem, a nőtényeket szabadföldi körülményeken, egérpoharakban vászoncsíkokra ill szűrűpapírra petéztettem, majd a peték kikelését néhány héttel megelőzően tápnövényre, kb. 1 m-es ágizolátorokba helyeztem el. Fajonként és évente ez 50-100 db ágizolátort is jelentett. A bábozódást megelőzően steril földdel ellátott lavórokban báboztattam a kifejlett hernyókat. Báb vagy imágó alakban szexáltam.

Tölgyaknázó sörtésmoly: Kifejlett hernyókat vagy áttelelő bábokat gyűjtöttem aknában (évente kb. 5-15 lavórra valót).

Vadgesztenyelevél-aknázómoly: Kifejlett hernyókat vagy áttelelő bábokat gyűjtöttem aknában (leveleken) (évente több száz liternyi lomb).

4.3. Csalogató viselkedés napszaki ritmusának vizsgálata

Az aknázómolyok kivételével a többi faj esetében a hím és nőstény bábokat elkülönítettem, és az imágókat külön tenyészedényben keltettem. A két aknázómoly fajnál a bábokat nem távolítottam el az aknából, így az imágók a tenyészedényekben keltek ki. Mindkét esetben a kikelt imágókat naponta leszedtem és elkülönített edényekben helyeztem el. A leszedést az adott faj párosodását megelőző napszakban végeztem, így az aknázómolyok esetében is nem-párosodott példányokkal végezhettem a megfigyeléseket / kísérleteket. A bábokat és imágókat természetes fotoperioduson és hőmérsékleten izolátorházban elhelyezett tenyészüvegekben tartottam. Ugyanilyen körülmények között figyeltem a csalogató viselkedés napszaki ritmusát is. A csalogató viselkedés fajra jellemző elemei közül a lepke testtartására, helyválasztására, a tojócső helyzetére, a potroh tartására és a szárnyak helyzetére / adott esetben rebegtetésére fókuszáltam.

4.4. Feromonkivonás

4.4.1. Feromonmirigy-kivonatok készítése

A közvetlen (direkt) feromonkivonás esetében a csalogató nőstény lepke feromonmirigyét izoláltam, majd szerves oldószerben (*n*-hexán, olykor *n*-pentán) vontam ki a feromont. Ehhez saját magam által készített / módosított mikro-üvegcséket használtam (ezek térfogata általában 20-200 µl volt). Az extrakciós idő általában néhány perc volt (jellemzően 5 perc), amely során az üvegcséket kívülről hűtöttem (pl. előzetesen -65 °C-ra lehűtött furatos fémtömb segítségével). Az extrakciós idő leteltével a kivonatot 10 µl-es Hamilton fecskendő segítségével tiszta üvegcsébe mértem át. Egyedi (egy nőstényből) és összevont (több, adott esetben akár több száz nőstényből) kivonatokat egyaránt készítettem. A kivonatokat tartalmazó üvegcsé nyaki részét erősen fókuszált láng segítségével leforrasztottam, az üvegcsé alsó részének (ahol a kivonatot volt) folyamatos külső hűtése mellett. Az így lezárt üvegcsékeket a további vizsgálatokig -65 °C-os mélyfagyasztoóban tároltam.

4.4.2. Feromonmirigy kivonat készítése bioszintetikus út feltárásánál (*E. bajaria* és *O. brumata*)

Az *E. bajaria* esetében a feromon kivonatokat két órával a deutériummal jelölt feromon-prekursor felvitele után, a faj szokásos csalogató időszakában készítettem a 4.4.1 pontban leírtak szerint. Az *O. brumata* esetében az inkubációs idő 24 óra volt, a mirigyekből a feromon kivonásának expozíciós ideje pedig 30 perc.

4.5. Légtérből történő illatanyag visszafogás (volatile collection)

Alternatív módszerként a legtöbb faj esetében a feromont a csalogató nőstényeket tartalmazó üvegedény légtéréből is megkíséreltem kivonni / visszagyűjteni. Ennek egyik módszere a zárt rendszerű illatgyűjtés (ún. close-loop stripping analysis). Ezen esetben egy, a rendszerbe beépített pumpa keringeti a levegőt, így jut a lepkék által kibocsátott feromon a felfogó szűrőhöz anélkül, hogy hígulna. Ehhez a módszerhez ún. close-loop stripping apparatus-t (CLSA) használtam (Brechtbühler AG, Schlieren, Svájc), 1,5 mg-os aktív szén-szűrővel. A szűrőről *n*-hexán segítségével oldottam le a feromont. Egy másik elrendezés szerint a rendszeren folyamatosan áramlik át az előzetesen megszűrt, tisztított levegő a lepkéket tartalmazó üvegedényből a feromont felfogó szűrőhöz. Mivel a feromont szállító levegő ezen esetben nem halad át a keringető pumpán, így a pumpából nem kerülhet szennyeződés a mintába. Mindkét rendszer esetében a szűrőről is készítettem üres kontrollt (ún. filter blank) és a lepkéket nem tartalmazó teljes rendszerről is (system blank). A későbbi gázkromatográfiás vizsgálat során a kétféle kontrollban lévő csúcsok kivonandók a feromon-gyűjtésben talált csúcsokból (szennyeződésekből).

4.6. A kivonatok aktivitásának előzetes vizsgálata viselkedési vizsgálatokkal

Az aknázómolyok esetében egyszerű, Petri-csészében kivitelezhető módszert alkalmaztam. Egy 20 cm átmérőjű Petri csészébe két előzetesen megtisztított (etanollal majd diklórmetánnal extrahált) 1 x 1 cm méretű szűrőpapírdarabkát helyeztem el, egymástól kb 15 cm távolságban. Az egyikre a feromon-kivonat megfelelő mennyiségét mértem rá (méréstől függően 1-20 FE), a másikra kontrollként az oldószert (azonos mennyiségben). Ezt követően egy hím lepkét helyeztem a Petri-csészébe, majd meghatározott ideig (fajtól függően 1-5 percig) figyeltem a viselkedésüket. Az alábbi viselkedési lépéseket figyeltem meg: szárnyrezegetés, a szűrőpapír megközelítése, potroh görbítés, az ivari fogókészülék (valvae) kinyújtása (párosodási kísérlet). A kísérlet abban a napszakban végeztem, amikor az adott faj párosodni szokott, a természetesehez hasonló körülmények (fényviszonyok, hőmérséklet) mellett.

4.7. Elektroantennográfiás (EAG) vizsgálatok

A méréseket az általános irányelveknek megfelelően végeztem (Roelofs, 1977; Vuts és Tóth, 2008; Olsson and Hansson, 2013), ám a rendelkezésemre álló készülékek – részben saját pályázataim révén - az évek során változtak.

A 90-es évek elején Dr. Tóth Miklós iniciálására Sturmán Sándor által egyedileg készített / erre a célra átalakított berendezést használtam, amelynek központi részét egy ún. high impedance amplifier (Rumbo, 1981) képezte. A platina elektródokhoz gél segítségével jutott el a jel (Valleylab, Boulder, CO.) A megjelenítés pedig OH 850 chart recorder (Radelkis, Budapest, Hungary) segítségével történt.

A 2000-es években a csápok befogását MP-15 mikromanipulátor segítségével végeztem. Az üvegelektrodák elvezetése ezüstvezetékekkel történt.

Az elektródokhoz először 0,1 M-os KCl oldatot használtam, majd Beadle-Ephrussi Ringer oldatot (Beadle and Ephrussi, 1936). További főbb részek: IDAC 232 erősítő, EAD2000 program (Syntech, Hilversum, Hollandia). Az alapkészülék szoftveres és hardveres részről egyaránt több alkalommal fel lett újítva (Ockenfels SYNTECH GmbH, Kirchzarten, Germany, a Syntech, Hilversum, Hollandia jogutódja).

A vizsgálandó vegyületet Pasteur-pipettában elhelyezett, előzetesen tisztított kb. 1 x 1 cm-es szűrőpapír darabkára juttattam (szokásos dózisok: 10 µg, 1 µg, 100 ng, 10 ng, mindegyik esetben 10 µl össztérfogatú *n*-hexános oldatban). Az ingerlés 1 ml levegő hirtelen átáramoltatásával (airpuff) történt, amelyet a csáphoz vezető, tisztított és nedvesített légáramba juttattam (vivő levegő áramlási sebessége: 660 ml/perc). Negatív kontrollként az oldószer, illetve vegyszer/oldószer nélküli levegőbelövés szolgált. Több vizsgálandó vegyület esetében pozitív kontrollként egy olyan anyag szolgált, amely az elővizsgálatokban nagy csápválaszt váltott ki. A pozitív kontrollt a vizsgálandó vegyületek sorozata előtt is, és azt követően is mértem, és az átlaghoz normalizáltam a vizsgálandó vegyületekre kapott csápválaszokat. Az ingerlések között meghatározott időt hagytam, hogy a csáp regenerálódhasson (20-30 mp). Egy dózison belül a vegyületek sorrendjét randomizáltam. A vizsgálatot mindig több ismétlésben végeztem (általában öt független ismétlést alkalmaztam). A függeltenség ezekben az esetekben az jelentette, hogy ismétlésekenként különböző rovar egyedről származó csápon végeztem a mérést.

4.8. Feromonkivonatok / illatminták csápdetektoros gázkromatográfiás vizsgálata (GC-EAD).

A módszer alapjai régóta ismertek (Arn *et al.*, 1975), ugyanakkor a két fő részegységet (gázkromatográf és elektorantennográf) a ami napig más-más cég gyártja, a komplett műszer tudtommal egyetlen egy gyártótól sem rendelhető meg. Ennek következtében a két fő egység illesztése is egyedi technikai megoldásokon alapul.

Az elektroantennográf egység főbb elemeiként a 4.7 pontban ismertetett mikromanipulátort, elektródokat és erősítő rendszert valamint szoftvertcsomagot, további a két műszer illesztésére szolgáló ún. transfer line-t használtam (Syntech, Hilversum, Hollandia), amelynek egyes elemeit az évek során újabakkal cseréltem fel (Ockenfels SYNTECH GmbH, Kirchzarten, Germany).

A gázkromatográf egységet eleinte egy HP5890 GC (Hewlett-Packard Co., Avondale, PA, USA) képezte, amely kétféle kapilláris oszloppal volt felszerelve (SP 2340 fused silica 30 m x 0,32 mm id, film thickness 0,2 µm; Supelco, Bellefonte, PA, USA), illetve egy HP Ultra 1 oszloppal (crosslinked methyl silicone gum phase, 25 m x 0,2 id, film thickness 0,33 µm, retention gap 2,5 m). Mindkét oszlop végen egy elágazás a minta egyik felét a lángionizációs detektorhoz (FID), a másik felét pedig a csápdetektorhoz (EAD) szállította. A vivőgáz hélium volt (4,0 ml/perc). Kezdetben Chromperfect (Justice Inc.) program állt rendelkezésre, ill. Syntech GC-EAD programok.

2006-tól egy 6890N GC (Agilent Technologies Inc., Santa Clara, CA, USA) készülék DB-Wax (30m x 0,32 mm, film thickness 0,25 µm) és DB-5 oszloppal felszerelve (J&W Scientific) váltotta fel a régi GC-t. Szofveresen

felszereltség: ChemStation (Agilent Technologies Inc.) programcsomag (GC) ill Syntech GC-EAD programok.

4.9. Kémiai szerkezetmeghatározás gázkromatográfhoz kapcsolt tömegspektrószkóppal (GC-MS), valamint a meghatározott vegyületek szintézise

Az aktív (csápválaszt kiváltó) komponensek szerkezetének felderítése gázkromatográfhoz kapcsolt tömegspektrószkóp (GC-MS) segítségével történt, majd az így azonosított vegyületek izomérikusan és/vagy enantiomérikusan is nagy tisztaságú mintáinak szintézise következett. *Mindkét munkafolyamatot minden esetben interdiszciplináris együttműködés keretében a partner kémikus csoport végezte. A kutatócsoportok megnevezését lásd az egyes fajokról szóló eredmények leírásánál!*

4.10. Szabadföldi csapdázás

A szabadföldi csapdázásokhoz a kipróbálandó szintetikus vegyületeket általában híg *n*-hexános oldatban (pl. 0,1-10 µg/µl tartományban, oldatmennyiség: 10-20 µl) vittem fel a kibocsátóra. A kibocsátó alapanyaga általában gumi volt: vagy MSZ 9691/6 (Taurus, Budapest), vagy Wheaton 11 mm-es sleeve stopper (Millville NJ, USA). A kibocsátókat a vizsgálandó vegyületek felvitele előtt háromszor forró etanolban extraháltam 10-10-10 percig, majd 24 órán keresztül metilénkloridban (Steck *et al.*, 1979), hogy az esetleges nemkívánatos szennyeződésektől megtisztítsam. A kibocsátóhoz előzőleg műanyag lapocskát erősítettem, amely a csapdába történő rögzítésre szolgált. A ragacsos csapdák cserélhető ragacslapjához Tanglefoot ragasztót használtam (Tanglefoot Co., Grand Rapids, MI, USA). Eleinte a leggyakrabban használt csapdatest saját, házilag készítésű ragacsos delta-típusú volt. Később a Dr. Tóth Miklós vezetésével – és részben az én közreműködésemmel - kifejlesztett Csalomon[®] csapdatesteket használtam (ragacsos: Csalomon[®] RAG, nagy fogókapacitású, varsás: VARL) (<http://www.atk-novi.hu/csalomon-csapdacsalád>, MTA ATK Növényvédelmi Intézet, Budapest). A csapdázásos kísérletek során ún. „complete block design” elrendezést alkalmaztam, kísérletenként változó ismétlés-számban (általában 5-10 ismétlés). A csapdát a terepen a faj repülési szokásainak megfelelően, általában a tápnövény lombzatába helyeztem ki (általában 1-1,5 m magasságban). A szomszédos csapdák közötti távolság kb. 15-25 m volt, az egyes ismétléseket egymástól kb. 50 m távolságra helyeztem el. Az ellenőrzések gyakorisága a fogás mértékétől függött. Amennyiben a ragacslap gyors telítődésének lehetősége fennállt, akkor óránként történtek az ellenőrzések (egyes *Cameraria* kísérletek). Általában azonban naponta vagy hetente két alkalommal ellenőriztem a csapdákat. Ellenőrzések alkalmával a csapdák helyzetét egy ismétlésen belül változtattam (pozíció-hatás kiköszöbülésére). A befogott példonyokat többnyire magam határoztam, kérdéses esetekben pedig Dr. Ronkay László (Magyar Természettudományi Múzeum Állattára, Lepkegyűjtemény, Budapest).

4.11. Statisztikai értékelések

A kísérletek adatait – jellegükhöz illően – t -teszttel, χ^2 próbával, illetve ANOVA-t követően – amennyiben az F-érték szignifikánsnak bizonyult – *post-hoc* teszttel (Duncan's New Multiple Range Test, Games-Howell Test, Bonferroni-Dunn Test), illetve Bonferroni-Dunn (Control) értékeltem ki. Ehhez általában a SuperAnova[®] és a StatView[®] programcsomagot (MacIntosh version aktuális programjait) (Abacus Concepts Inc., Berkeley, CA, USA) használtam. A csapdák fogási adatainak értékelésénél általában $\log(x+1)$ transzformációt használtam. A szignifikanciát a viselkedési vizsgálatoknál szokásos $P \leq 0,05$ szinten vizsgáltam.

5. EREDMÉNYEK és MEGVITATÁS

5.1. Intraspecifikus különbség a ribiszkeszitkár (*Synanthedon tipuliformis*) szexattraktánsában: a taszáiai populáció sajátossága az európai, észak-amerikai és új-zélandi populációkkal szemben

Kapcsolódó fontosabb cikkeim a kandidátusi fokozat megszerzése előtt:
 Szűcs et al., 1985; Szűcs et al., 1990; Szűcs et al., 1991.

Kapcsolódó fontosabb cikkeim a kandidátusi fokozat megszerzését követően: Szűcs et al., 1998b.

A ribiszkeszitkár általam kinevelt, még nem párosodott nőstény lepkéi a nappali órákban mutattak csalogató viselkedést. Tojócsövékből készített *n*-hexános kivonatot kéresemre Prof. Dr. M. Schwarz és csoportja (Insect Chemical Ecology laboratory, ARS, USDA, Beltsville, MD, USA) analizálta, és két komponenst mutatott ki: a (*E*)2, (*Z*)13-oktadekadienil acetátot (*E*2, *Z*13-18:Ac) és a (*Z*)13-oktadekanil acetátot (*Z*13-18Ac) (Szűcs et al., 1985). E két vegyületet szintetizálta és rendelkezésünkre bocsátotta (kémiaailag és izomérikusan nagy tisztaságú minták). Szabadföldi csapdázásos kísérletben azt tapasztaltam, hogy a dién önmagában is vonzza a faj hímjeit. A monoén önmagában nem vonzotta a hímeket, és nem is növelte a dién vonzókéességét. Annak ellenére, hogy erős rajzáskor a szexcsapda sok hím fogott, a csapdázási helyen végzett vizuális felmérés azt sugallta, hogy ha csak kevés hím szitkár volt megfigyelhető, a csapdák fogása a vártól jelentősen alacsonyabbnak mutatkozott. Ebből arra következtettem, hogy nagyon kis, vagyis a kémiai detekciós határnál kisebb mennyiségben jelen lévő ún. minor komponens is szerepet játszhat a faj kémiai kommunikációjában. Miután közvetlenül a feltételezett minor komponenst a feromon kivonatból kimutatni nem lehetett, így a feromon főkomponensével kémiaailag hasonló szerkezetű vegyületeket (izoméreket) vizsgáltam abból a célból, hogy a főkomponenshez kis mennyiségben hozzáadva a kétkomponensű elegy több ribiszkeszitkár hím fog-e vonzani, mint a főkomponens önmagában (szinergista hatás). A kérdés vizsgálatához a szabadföldi csapdázás módszerét alkalmaztam. Már az első csapdázási eredmények azt mutatták, hogy a (*E*)3, (*Z*)13-oktadekadienil acetát (*E*3, *Z*13-18:Ac) 3%-ban adagolva szignifikánsan megnöveli a feromon főkomponensének vonzókéességét, mégpedig igen jelentős mértékben (Szűcs et al., 1990; 1-2. ábra). Tőlünk függetlenül és velünk párhuzamosan Voerman et al. (1984) hasonló eredményre jutott. Azt, hogy a *E*3, *Z*13-18:Ac valóban összetevője a ribiszkeszitkár szexferomonjának, tehát a nőstény szitkárok valóban kibocsátják ezt a vegyületet, csak jóval később James et al. (2001) mutatta ki Észak-Amerika (Prosser, WA, USA) egyik szitkárpulációját vizsgálva.

Ennek alapján a hazai vizsgálatokkal párhuzamosan egy összehasonlító csapdázásos kísérletet terveztem ausztráliai és Új-Zéland-i helyszínek bevonásával, ottani kollegák segítségével. A ribiszkeszitkárt ugyanis már régóta behurcolták ezekbe az országokba is, és felmerült a kérdés, hogy az *E*3, *Z*13-18:Ac ott is szinergistaként működik-e. A hazai- ausztráliai- és Új-Zélandi kísérletekhez ugyanazokat a törzssoldatokat használtam, és ezeknek a feromon-kibocsátókba történő juttatását is ugyanazon alkalommal készítettem el. Az így elkészített kibocsátókat

légipostai úton juttattam el a tengerentúli együttműködőkhöz. Az összehasonlító vizsgálat meglepő eredményre vezetett. Új Zélandon a hazai eredményekkel egybevágó módon a E3,Z13-18:Ac szintén erős szinergistának bizonyult, Ausztráliában viszont nem (3. ábra), (Szöcs *et al.*, 1990). Mintegy másfél évtizeddel később Suckling *et al.* (2005) megerősítette, hogy Tasmániában az egy- és a kétkomponensű keverékkel csalétkezett csapdák fogása egymástól nem különbözik szignifikánsan, ugyanakkor Új-Zélandon, egy légtértelítéssel kísért kezeletlen kontroll parcellájában csapdázva szintén nem talált különbséget. Eredményei tehát Új-Zéland vonatkozásában a két-komponensű feromonnal jellemzett feromon törzs meglétét nem támasztották alá. Véleményem szerint meg kellene vizsgálni, hogy mi az oka az eltérésnek. Több ok is feltételezhető. Így meglehet, hogy Suckling *et al.* (2005) kísérleteiben a rendkívül nagy populációsűrűség miatt a kétkomponensű eleggyel csalétkezett csapdák telítődtek, és ezért nem voltak képesek több szitkárt fogni. Előfordulhat viszont az is, hogy Új-Zélandon mindkét feromontörzs jelen van.

Felmerült tehát a kérdés, hogy az ausztráliai ribizskeszitkár populáció eltérő viselkedése helyi, a behurcolás után bekövetkezett evolúciós folyamat eredménye, vagy pedig Európában is megtalálható mindkét típusú populáció. Ennek vizsgálatára Európa számos országában szerveztem csapdázásos kísérletet, szintén helyi kollegák bevonásával. Ezúttal is egységes törzsoldatokat használtam, a kibocsátókat egyazon alkalommal készítettem el, és szintén légipostai úton juttattam el az együttműködőkhöz. Az eredmények azt mutatták, hogy a megvizsgált európai populációk egységesek (3. ábra), (Szöcs és Tóth, 1990; Szöcs *et al.*, 1991). A két-komponensű elegy a későbbiek során hazánkban is (Ujváry és mtsi, 1993) és Bulgáriában is (Subchev *et al.*, 1993) megfelelően bizonyult a rajzás nyomkövetéséhez.

Miután a ribizskeszitkárt Észak-Amerikába is behurcolták, a kérdést célszerűnek láttam ott is megvizsgálni. Az előzőekben ismertettekkel hasonló módon elvégzett csapdázásos kísérletek tanulsága szerint a Kanada nyugati és keleti részén élő ribizskeszitkár populációk esetében is szinergizál a E3,Z13-18:Ac (3. ábra), (Szöcs *et al.*, 1998b).

A ribizskeszitkárt minden bizonnyal különböző alkalommal és időben hurcolták be Új Zélandra (1884), Tasmániában (1917) és a "kontinentális" Ausztráliába, Victoria államba (1926) (Duckworth and Eichlin, 1974). Mivel Európában nem találtam jelét a feromon-polimorfizmusnak, így feltételezhető, hogy az ausztráliai populáció különállása a behurcolást követő változás során alakulhatott ki. Ez az feltevés azonban bizonyításra vár.

A Szöcs *et al.* (1990) cikkemben leírt egy- ill kétkomponensű keveréket sikerrel alkalmazták a ribizskeszitár gyérítésére, kártételének visszaszorítására Új Zélandon (Thomas, 1992), illetve Tasmaniában (Hardy, 1996). Grassi *et al.* (2002) Olaszországban végzett légtértelítéssel kísért kísérletei során szintén ígéretesnek találta a módszert.

5.2. Királis feromonok: enantiomerek szerepe a lepkék kémiai kommunikációjában

Kapcsolódó fontosabb cikkeim a kandidátusi fokozat megszerzése előtt:
Hansson et al., 1990.

Kapcsolódó fontosabb cikkeim a kandidátusi fokozat megszerzését követően: Szűcs et al., 1993; Tóth et al., 1994; Szűcs et al., 2002; Szűcs et al., 2005.

5.2.1. Télíaraszoló fajok (*Erannis* spp, *Colotois pennaria*) királis szexferomonjának meghatározása

A nagy télíaraszoló (*E. defoliaria*) nem párosodott, csalogató nőstényeinek tojócso-kivonatából készített mintákat kéresemre Prof. Dr. W. Francke és csoportja (Institute für Organische Chemie, Universität Hamburg, Hamburg, Németország) analizálta, melynek során a következő két komponens szerkezetét állapította meg: (Z)3,(Z)9-*cisz*-6,7-epoxi-nonadekadién (Z3,Z9-6,7ep-19Hy) és (Z)3,(Z)6,(Z)9-3,6,9-nonadekatrién (Z3,Z6,Z9-19Hy) (Hansson et al., 1990). A szintetikus minták hatásának szabadföldi vizsgálatokkor azt találtam, hogy a két komponens 10:3 arányú keveréke vonzza a faj hímjeit. Ugyanakkor egy további télíaraszoló faj, a tollascsapú télíaraszoló (*Colotois pennaria* L.) hímjeit is vonzották a csapdák. Mindkét faj egy nemzedékes, október végétől kb. egy hónapig rajzanak. Az *Erannis* génusz (sensu lato) egyes fajai viszont kora tavasszal rajzanak, ezért a fajspecifitás kérdésének vizsgálata érdekében a csapdázást ebben az időszakban is megismételtem. Ekkor egy további faj, az *Erannis* (*Agriopis*) *marginaria* F. hímjeit vonzották a csapdák (Hansson et al., 1990). A fajspecifitás problematikáján túlmenően felmerült egy további kérdés is, nevezetesen az, hogy bár a késő őszi csapdázási időszakban a szexcsapdák számos nagy- és tollascsapú hím lepkét fogtak, a csapdázási helyen végzett vizuális felméréseim azt sugallták, hogy olyan nagy számban rajzik mindkét faj a területen, hogy a csapdák fogása a vártnál mégis jelentősen kevesebb.

A fenti kérdés tisztázása érdekében több kísérletet is végeztem. Először a két komponens különböző arányú keverékeit vizsgálatom csapdázással, majd újabb tojócso-kivonatokat készítettem abból a célból, hogy vajon kimutatható-e bennük olyan eleddig észrevétlenül marad kis mennyiségben lévő komponens, amelyik valamelyik faj hímjeinek fogását szinergizálná, vagy a csapdák fajspecifitását növelné. Ezek az próbálkozásaim nem jártak sikerrel. Ugyanakkor a tollascsapú télíaraszoló tenyésztett (nem párosodott) nősténylepkéivel csalétkezett csapdáim csak tollascsapú télíaraszoló hímekeket fogtak, a nagy télíaraszoló hímjeit nem (Szűcs, közöletlen).

Mindebből azt a hipotézist állítottam fel, hogy a fajspecifitásért a főkomponens, azaz az Z3,Z9-6,7-ep-19Hy kiralitása lehet a felelős. Az egyik enantiomér a nagy télíaraszoló, míg a másik enantiomér a tollascsapú télíaraszoló szexferomonjának főkomponense lehet.

A hipotézis bizonyítása érdekében a nagy- és a tollascsapú télíaraszoló általam tenyésztett, csalogató nőstényeiből tojócso kivonatokat készítettem és analízisre megküldtem Prof. W. Francke részére. Ott erre a

célra újonnan kifejlesztett királis gázkromatográfiás oszlopon futtatták a kivonatokat, és külön analízis során a racém szintetikus mintát. A várható két enantiomérből optikailag tiszta (99%-os) mintákat szintetizáltak (Prof. W. Francke, University of Hamburg, és Prof. K. Mori, University of Tokyo, Japan), majd az Z3,Z9-6R,7S-ep-19Hy enantiomért a racém mintával együtt is futtatták. Ezt követően a racém szintetikus mintát a mind a nagy-, mind pedig egy külön futásban a tollascsapú téliaraszoló kivonatával együtt vizsgálták. Az eredmények azt mutatták, hogy a nagy téliaraszoló kivonatában az Z3,Z9-6S,7R-ep-19Hy, míg a tollascsapú téliaraszolóéban az Z3,Z9-6R,7S-ep-19Hy volt megtalálható (Szöcs *et al.*, 1993). Ezt követően a két enantiomérrel külön-külön, valamint a két enantiomér általam képzett 1:1 arányú keverékével (racém) csalétkezett csapdák vonzókéességét vizsgáltam. Az Z3,Z9-6S,7R-ep-19Hy enantiomérrel csalétkezett csapdák csak a nagy téliaraszoló hímjeit vonzották, míg a Z3,Z9-6R,7S-ep-19Hy enantiomérrel csalétkezett csapdák pedig csak a tollascsapú téliaraszoló hímjeit. A racém elegy mindkét faj hímjeit vonzotta, de csak meglehetősen kisebb számban (4. ábra) (Szöcs *et al.* 1993).

A következő év tavaszán tovább folytattam a csapdázásos kísérleteket. Azt tapasztaltam, hogy a Z3,Z9-6S,7R-ep-19Hy nagy számban vonzza a sárgás tavaszi-araszoló (*Erannis (Agriopis) marginaria* F.) hímjeit (5. ábra) (Szöcs *et al.* 1993). A *E. marginaria* esetében azonban az R,S enantiomér nem mutatott gátló hatást, ugyanis a két enantiomér 1:1 arányú elegyével (racém) csalétkezett csapdák fogása nem különbözött szignifikánsan a S,R-enantiomérrel csapdák fogásától (az 1:1 arányú elegy fogása az 5. ábrán nincs feltüntetve). A kísérletet a következő évben is megismételtem, és hasonló eredményt kaptam (S,R enantiomér esetében a csapdánkenti átlagos fogás heti két leolvasás mellett $\bar{x} \pm \text{S.E.}$: $8,8 \pm 4,5$ hím lepke, míg a két enantiomér elegyénél: $8,3 \pm 5,1$ hím lepke - Budapest, Júlianna-major, 1993. március 16. – április 5.). A későbbiek során az *E. marginaria* fajt is tenyésztettem és a csalogató nőstényekből tojócső-kivonatokat készítettem, amelyeket kémiai azalízis céljából Prof. Francke (Univ. Hamburg) csoportjának küldtem el. Az kémiai analízis kimutatta, hogy a Z3,Z9-6S,7R-ep-19Hy valóban a feromon főkomonense ennek a fajnak is (Szöcs and Francke, közöletlen).

A tél, mint szezonális izolációs tényező szerepe további két araszoló faj esetében is kimutatható volt. E két faj az aranysárga téliaraszoló *Erannis (Agriopis) aurantiaria* Hbn. és a tölgy tavaszi-araszoló *Erannis (Agriopis) leucophearia* Den. et Schiff. E két faj hímjeit a Z6,Z9-3S,4R-ep-19Hy vonzza (5. ábra) (Szöcs *et al.* 1993). Az *E. aurantiaria* késő ősszel, míg a *E. leucophearia* kora tavasszal rajzik. Mindkét faj esetében az R,S enantiomer gátló hatású, azaz a racém elegy gyakorlatilag nem vonzza egyik faj hímjeit sem (Szöcs *et al.*, 1993).

5.2.2. Araszolólepke és karcsúbagoly-lepke fajok királis szexattraktnának leírása

1991-1994 évek során több helyszínen (Adony, Bag*, Budakeszi, Budapest, Júlianna-major*, Gyöngyös, Gyöngyössolymos, Ladánybene)

* A csillaggal jelölt helyszíneken a teljes vegetációs periódusban végeztem a kísérletet.

folytattam csapdázásos sorozatvizsgálatokat, amelyek során arra voltam kíváncsi, hogy az 17-es, 19-es és 21-es szénlánc hosszúságú 3,4-, 6,7- ill 6,9-monoepoxidiének enantiomérjei az adott helyen előforduló lepkefajok közül mely fajok hímjei számára vonzó (szex attraktáns), illetve melyek azok a fajok, amelyek hímjeit csak tiszta enantiomerekkel és melyek azok, amelyeket a racém eleggyel (is) lehet vonzani (helyszínenként és kezelésként 2-2 ragacsos csapdát működtettem folyamatosan). A kezeléseket sorába bevontam a tiszta enantiomerek 1:1 arányú elegyeit (racém elegyek) is. Az egyes vegyületek tiszta enantiomérjeit 100-100 µg dózisban (10 µg/µg töménységű *n*-hexános oldatban) adagoltam gumi kibocsátókra, az 1:1 arányú elegyek esetében 100-100 µg dózist alkalmaztam.

Az eredmények alapján az alábbi lepkefajok szex attraktánsát lehetett elsőként leírni:

- *Semiothisa notata* L. (Geometridae, Ennominae): Z3Z9-6S,7R-epo-17Hy, (a racém is vonzó);
- *Ennomus quercinaria* Hbn. (Geometridae, Ennominae): racém Z6-9,10-epo-19Hy, (azaz mindkét enantiomér jelenléte szükséges, tehát csak a racém elegy vonzó) ;
- *Plagodis pulveraria* L. (Geometridae, Ennominae): as racém Z3Z9-6,7-epo-19Hy, (azaz mindkét enantiomér jelenléte szükséges, tehát csak a racém elegy vonzó);
- *Horisme tersata* Den. et Schiff. (Geometridae, Larentiinae): Z3Z9-6R,7S-19Hy;
- *Asthena albulata* Hfn. (Geometridae, Larentiinae): Z3Z6-9S,10R-19Hy;
- *Eupithecia vulgata* Haw. (Geometridae, Larentiinae): racém Z3Z6-9,10-epo-21Hy, (azaz mindkét enantiomér jelenléte szükséges, tehát csak a racém elegy vonzó);
- *Xanthorhoe fluctuata* L. (Geometridae, Larentiinae): Z3Z9-6S,7R-epo-21Hy,
- *Minoa murinata* Scop. (Geometridae, Sterrhinae): Z3Z6-9S,10R-epo-19Hy (a racém is vonzó);
- *Hypaena rostralis* L. (Noctuidae, Hypaeninae): Z3Z6-9R,10S-epo-21Hy;
- *Hypaena tarsicrinalis* Knoch (Noctuidae, Hypaeninae): Z3Z6-6S,7R-epo-19Hy, (7. ábra) (Szöcs *et al.*, 2002 adatai alapján),

továbbá

- *Abraxas glossulariata* L. (Geometridae, Ennominae): Z6Z9-3S,4R-epo-17Hy, (a racém is vonzó);
- *Abraxas sylvata* Scop. (Geometridae, Ennominae): Z6Z9-3R,4S-epo-17Hy (Tóth *et al.*, 1994).

A 7. ábrához csatlakozó 8. ábrán a fenti eredményeket úgy mutatom be, hogy az ellentétes enantiomér hozzáadásának hatását (gátol-e vagy sem?) külön is jelzem.

Az új, királis szexattraktánsok leírása tehát számos faj esetében világít rá arra, hogy a viszonylag egyszerűbben szintetizálható racém eleggyel

(is) csapdázható az adott lepkefaj, vagy a sokkal bonyolultabban (drágábban) előállítható tiszta enantiomérre van szükség ehhez.

Az eredmények azt is bizonyítják, hogy a lepkék képesek a szexferomon (-attraktáns) molekula kiralitását érzékelni. Ez önmagában még nem meglepő, hiszen az élőlényeket alkotó legfontosabb építőanyagok jelentős része sztereokémiai szempontból királis vegyület, ahol a biológiai hatást kizárólag a természetes enantiomér hordozza. Az viszont a fenti eredményeim kapcsán már korántsem tekinthető szokványosnak, hogy egy meghatározott típusú bioszintézis út során bioszintetizált, azonos jellegű funkciót hordozó végtermékek (jelen esetben a szexferomonok) esetében ugyanabba a rendbe, sőt ugyanabba a családba tartozó fajok közül egyes fajok az egyik, míg más fajok az ezzel ellentétes másik enantiomért használják. Tovább árnyalja a képet, hogy egyes fajok képesek a saját szexferomonjukéval ellentétes enantiomert is érzékelni, amely ellentétes (attraktáns-inhibitor) hatást vált ki bennük, és ezen a jelenségen alapulhat a szóbanforgó szimpatrikus fajok közötti reprodukció izoláció. Nagyon érdekes eredményekre vezethet a jelenség molekuláris szintű feltárása (pl. királis feromon ill. az antipódjának kötődése a specifikus receptorkhoz), valamint a perifériás jelek magasabb agyközpontokban (pl. a makroglomeruláris komplex – MGC glomerulusaihoz vezető projekció) történő integrációjának vizsgálata.

5.2.3. A nyárfa gyapjaslepke (*Leucoma (Stilpnotia) salicis*) királis szexferomonja: az hímek vonzásáért felelős enantiomér meghatározása.

A faj szexferomonjának szerkezetét már régóta azonosították. A szexferomon egy két epoxid csoportot tartalmazó polién származék, a (3*Z*)-*cis*-6,7-*cis*-9,10-diepoxi-3-henikozén (3*Z*-6,S-9,10-diepoxi-21Hy) (Gries *et al.*, 1997)). Ennek a vegyületnek négy sztereoizomérje van, de sem a sztereokémiai meghatározás nem történt meg (a nehézségek a sztereokémiával foglalkozók számára nagyon is érthetőek), sem annak tisztázása, hogy a négy sztereoizomér közül melyik felelős a hímek vonzásáért. A négy sztereoizomér keverékének („racém”) szintézise megoldott, sőt „*leucomalure*” néven forgalmazzák a kártevő előrejelzésére szolgáló feromoncsapdák hatóanyagaként. Az azonban nyitott kérdés maradt, hogy vajon a nem-természetazonos sztereoizomerek közül valamelyik nem befolyásolja-e kedvezőtlenül a szexferomon (vagyis a vonzó hatásért felelős sztereoizomér) vonzóképességét.

A fenti kérdések eldöntésére Prof Kenji Mori (abban az időben: Insect Pheromone and Traps Div., Fuji Flavor Co. Ltd, Tokyo, Japan) mind a négy sztereoizomért szintetizálta (diasztereoizomér tisztaság >98%, enantiomér tisztaság: 98-99%), és rendelkezésekre bocsátotta. A szabadföldi csapdázás módszeréhez folyamodtam. A csapdák fogási adatai egyértelműen mutatták, hogy a négy sztereoizomér közül csak és kizárólag a 3*Z*-R6,S7-R9,S10-diepoxi-21Hy vonzotta a *L. salicis* hímjeit (Prof Mori jelölése szerint a „2”-es sztereoizomér) (9. ábra; a négy sztereoizomér sematikus ábrázolását és sorszámozását lásd a 10. ábrán!). A négy sztereoizomér 1:1:1:1 arányú keveréke hasonló mértékben bizonyult vonzó hatásúnak, mint a hatást hordozó tiszta sztereoizomér (9. ábra). Tehát a *leucomalure* vonzóképessége

feromoncsapdázáshoz megfelelő, nem szükséges a megfelelő sztereoizomért növényvédelmi célú csapdázáshoz tisztán alkalmazni.

A fent idézett cikkünk (Szűcs *et al.*, 2005) kéziratának benyújtásakor az egyik anoním opponens felhívta a figyelmünket Holden (2000) MSc értekezésére, amelyben - a mi eredményeinkkel ellentétben - a *SR,SR*-sztereoizomért találták vonzónak a *L. salicis* (satin moth) hímjeire. Holden a csapdázási kísérleteit British Columbia-ban (BC) (Kanada) végezte. Indítványoztam Mr. Holden témavezetőjének, hogy Prof. Mori sztereoizomérjeinek alkalmazásával ismételjük meg a kísérletet, mégpedig párhuzamosan BC-ban és hazánkban. Végülis csak a hazai kísérletet sikerült megismételnem, amelyben megerősítette a saját, korábbi eredményeinket. Ekkor éltem azzal a feltételezéssel, hogy a British Columbia-ba behurcolt nyárfa gyapjaslepke populáció talán nem is európai eredetű, hanem ázsiai (11. ábra) (Szűcs *et al.*, 2005). A Távol-Keleten, így például Japánban ugyanis a *L. salicis* és testvérfaja a *L. candida* Stgr. populációi egyaránt megtalálhatóak, és megeshetett, hogy BC-ba anno a *L. candida* fajt hurcolták be. Észak-Amerika keleti partvidékre bizonyítottnak vélik, hogy a *L. salicis* fajt Európából (ill. Észak-Afrikából) hurcolták be, ámde ezek a tanulmányok kiemelik, hogy a BC-ben élő populációk eredete kérdéses, sőt minden valószínűség szerint nem európai (Glendening, 1924; McLain and Glendening, 1929). Miután a Holden (2000) által korábban befogott példányok sem voltak már elérhetőek, úgy döntöttem, hogy a Prof. Mori által szintetizált, és általam feromon-kibocsátóba formulázott négy sztereoizomér vonzóképességét a *L. candida* hímjeire Japánban kísérlem meg kipróbálni. A csapdázási kísérletet Japánban Dr. M. Tuda és munkatársai (Inst. Biol. Contr., Fac. Agric., Kyushu Univ., Fukuoka, Japan), a befogott hím lepkék meghatározását pedig Prof. N. Kamata (Univ. Forests, Tokyo, Japan) végezte. Az eredmények azt mutatták, hogy a *L. candida* hímjeit ugyancsak az *RS,RS*-sztereoizomér vonzza (12. ábra) (Kamata *et al.*, 2007). A négy sztereoizomér keveréke azonban szignifikánsan kevesebb *L. candida* hímeket vonzott, mint a *RS,RS*-sztereoizomér, tehát ebben a tekintetben különbség mutatkozik a *L. sativa* reakciójához képest (cf. 10. és 12. ábra). Miután azonban a Japánban végzett csapdázásaink során nem sikerült *L. salicis* példányokat fogni (a csapdázási helyszíneken akkor nem fordultak elő), így a BC-ban élő *L. sativa* populáció eredetének tisztázásához további kísérletekre lenne szükség.

5.3. Polién típusú szexferomonok araszolólepkéknél: új komponensek azonosítása, egy új bioszintézis út feltárása és szerepük a fajok reprodukciójában

Kapcsolódó fontosabb cikkek a kandidátusi fokozat megszerzése előtt:

-

Kapcsolódó fontosabb cikkek a kandidátusi fokozat megszerzését követően:

Göller *et al.*, 2007; Szűcs *et al.*, 1996; Szűcs *et al.*, 1998a; Szűcs *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2013.

5.3.1. A kökényaraszoló (*Erannis bajaria*) és a tavaszi-kökényaraszoló (*Theria rupicapra*) polién típusú szexferomonjának meghatározása

Miután sikerült királis feromonokat feltárnom egyes araszolólepke fajoknál valamint viselkedés-szabályozó szerepüket is tisztázni szimpatrikus, egyidőben rajzó fajok reprodukív izolációjában (*Erannis* ssp és *Colotois pennaria*, lásd az 5.2 pontnál), további téli / tavaszi araszolólepke fajokat is bevontam a vizsgálataimba: az ősszel rajzó kökény-téliaraszolót *E. (Agriopis) bajaria* Den. et Schiff., valamint a márciusban rajzó tavaszi kökényaraszolót *Theria rupicaprararia* Den. et Schiff.

A két faj csalogató viselkedését terepen vizsgálva azt találtam, hogy az *E. bajaria* nőstényei a sötétedés beálltával kezdenek csalogatni és kb 1-1,5 óráig figyelhető meg csalogatásuk, míg a *T. rupicaprararia* esetében ez az időszak valamivel később, a sötétedés beálltát követően mintegy 1 óra múlva kezdődik, majd szintén kb. 1-2 óra hosszáig tart.

Mindkét faj esetében csalogató nőstény lepkék tojócsővéből kivonatokat készítettem. Az általam végzett előzetes gázkromatográfiás vizsgálatok mindkét faj esetében két komponens jelenlétére utaltak, és a két faj esetében mindkét komponens különbözött a másik faj komponenseitől.

A fent jelzett komponensek kémiai szerkezetazonosítását Prof. W. Francke (Inst. Org. Chem., Univ Hamburg, Hamburg) végezte (GC-MS).

Mindkét faj esetében az azonosítás polién típusú komponenseket tárt fel. Az *E. bajaria* esetében a Z3,Z6,Z9-3,6,9-oktadekatrién (Z3Z6Z9-18Hy) és Z3,Z6,Z9-3,6,9-nonadekatrién (Z3Z6Z9-19Hy), míg a *T. rupicaprararia* esetében Z6,Z9-6,9-eikosadién (Z6Z9-20Hy) és Z6,Z9-6,9-henikosadién (Z6Z9-21Hy) azonosítása történt meg (Szöcs *et al.*, 1996; Szöcs *et al.*, 1998a). Egyik vegyület sem királis, ugyanakkor alapszerkezetüket tekintve hasonlatosak a korábban araszolólepkéknél azonosított királis feromonkomponensekéihez.

Miután Prof. Francke csoportja szintetizálta a szóbanforgó komponenseket, így megnyílt az lehetőség a szabadföldi csapdázásos kísérletekre. Az eredmények azt mutatták, hogy mindkét faj esetében a rövidebb szénlácú komponens önmagában is rendelkezik csekély vonzó hatással, de a homológ komponens hozzáadása igen jelentős mértékben, szignifikánsan növeli a vonzókéességét (13. ábra) (Szöcs *et al.*, 1996; Szöcs *et al.*, 1998a). Az *E. bajaria* esetében a legtöbb hím vonzó elegynél a két komponens aránya 1:2, míg a *T. rupicaprararia* esetében 1:1 volt a vizsgált tartományban. Nem kizárt, hogy a megfelelő homológ komponensek még nagyobb arányban történő hozzáadása még erősebben vonzó két-komponensű elegyekhez vezethet mindkét faj esetében, ám mindkét elegy a fent megjelölt, fajra jellemző arányban is olyannyira hatásosnak bizonyult, hogy a ragacsos csapdák igen hamar telítődtek a befogott hímekkel, ezért a hatásérősség fokozására gyakorlati szempontból nem volt szükség.

5.3.2. Az északi téliaraszoló (*Operophtera fagata* Scharf.) polién típusú szexferomonjának meghatározása

Szabadföldi megfigyeléseim szerint az *O. fagata* nőstényei, az *O. brumata* nőstényeivel azonos napszakban, a sötét beálltával kezdenek csalogatni. A tenyészetből kikelt, és természetes körülmények között tartott *O. fagata* nőstények is ebben az időszakban csalogattak. Ennek megfelelően a nem párosodott, 1-5 napos, csalogató *O. fagata* nőstények tojócsővéből ebben a napszakban készítettem *n*-hexános kivonatokat.

A kivonatok rovarcsáp-detektorral is felszerelt gázkromatográfiás (GC-EAD) elemzése során három jól reprodukálható csápválaszt kaptam, izolált hím *O. fagata* csápot használva bioszenzorként (14. ábra). Az első és a második csápválasszal egyidőben a lángionizációs detektor (flame ionization detector – FID) is komponenset jelzett, a ko-injektált internális standardhoz viszonyítva (area összehasonlítás alapján) nagyságrendileg mintegy 1-1 ng-nyi mennyiségben. A harmadik csápválasz retenciós idejénél azonban a lángionizációs detektor nem jelzett komponenset. A markáns csápválasz ellenére a FID alapvonal kismértékű zajszintjéből semmiféle csúcs kiemelkedése sem volt észlelhető.

A GC-EAD vizsgálatot követően a kivonat nagyobbik részét kémiai szerkezetazonosítás céljából (GC-MS) elküldtem Prof. W. Francke (Univ. Hamburg) részére. Bebizonyosodott, hogy az első csúcs a (Z)9-nonadecén (Z9-19Hy), míg a második csúcs a (Z)6,(Z)9-nonadakadién (Z6Z9-19Hy). A harmadik csápválasz retenciós idejénél a GC-MS segítségével sem lehetett értékelhető adatokat (tömegspektrumot) nyerni.

A két felderített komponens sem önmagában, sem pedig különböző arányú keverékeiben nem mutatott számottevő vonzó hatást (15. ábra).

Ezért az ismeretlen harmadik komponens felderítésére két utat választottam. Egyrészt jóval több hernyó kinevelésébe fogtam, hogy minél több nőstény lepkéből lehessen kivonatot készíteni. Másrészt a két felderített szerkezetű komponens alapján listát készítettem azokról a vegyületekről, amelyek szóba jöhettek harmadik komponensként, mivel a két meghatározott komponenshez hasonló szerkezetűek, vagy más araszolófajok feromonkomponenseiként ismertek, vagy azokhoz hasonló szerkezetű vegyületet, és amelyek esetében rendelkeztem szintetikus mintával. A kémiai hasonlóság alapján kézenfekvőnek tűnt a megfelelő homokonjugált trién, a dién homológja és bishomológja, valamint a dién epoxid származékai. Mindezek alapján az alábbi komponensekből tevődött össze a lista (a vegyületek sematikus szerkezeti képletét lásd a 16. ábrán):

- Z3Z6Z9-19Hy (ezt tartottam legvalószínűbbnek)
- Z9-6R,7S-epo-19Hy
- Z9-6S,7R-epo-19Hy
- Z6-9R,10S-epo-19Hy
- Z6-9S,10R-epo-19Hy
- Z6Z9-20Hy
- Z6Z9-21Hy
- 1Z3Z6Z9-19Hy (*O. brumata* szexferomonja – Bestmann *et al.*, 1982; Roelofs *et al.*, 1982)

Az *O. brumata* szexferomonját (1Z3Z6Z9-19Hy) nagyon alacsony dózisban korábban már kipróbáltam csapdázásos kísérletben, hogy nem vonzza-e az *O. fagata* hímjeit (Kétkükkfa-nyereg környéke, Pilis-hegység, 1989. november 20. – december 18., 5 csapda / kezelés; Foltán-kereszt, Börzsöny-hegység, 1989. október 25. – december 15., 5 csapda / kezelés. Vojnits és Szócs, nem közölt). Az eredmények azt mutatták, hogy nem. Mindazonáltal Dr. Tóth Miklós senior kollegám javaslatára felvettem ezt a vegyületet is a listára.

Már az első csapdázás áttörést hozott (17. ábra). A Dr. Tóth Miklós által javasolt 1Z3Z6Z9-19Hy, harmadik komponensként 1 µg-nyi mennyiségben eddig feltárt két komponens, a Z9-19Hy (500 µg) és a Z6Z9-19Hy (100 µg) keverékéhez erősen szinergistának bizonyult, a többi kipróbált vegyület viszont semmiféle szinergista hatást nem mutatott. A háromkomponensű elegy átlagosan $33,4 \pm 1,7$ db *O. fagata* hímét fogott (kezelésenként és leolvasásonként egy csapda átlagos fogása \pm S. E.), míg a kétkomponensű alapelegy csupán $0,1 \pm 0,1$ hímét (a különbség erősen szignifikáns). Az *O. brumata* hímjeit a csapdák nem fogták, pedig tömegesen rajzott a területen. A 1Z3Z6Z9-19Hy szintetikus mintájának retenciós ideje megegyezett a kivonatban talált, korábban ismeretlen, de nagy csápválaszt kiváltó ún. 3-ik komponens retenciós idejével. Nagyobb számú nőstényből készült feromon-kivonathoz a 1Z3Z6Z9-19Hy-t egyértelműen ki lehetett mutatni (GC-MS), így egyértelműen bizonyítást nyert, hogy ez a keresett feromon-komponens.

A következő csapdázásos kísérlet, amely annak eldöntésére szolgált, hogy vajon mindkét korábban meghatározott komponens (tehát a Z9-19Hy és a Z6Z9-19Hy) is szükséges a szabadföldi vonzó hatáshoz, azt mutatta, hogy a Z6Z9-19Hy (100 µg) és a 1Z3Z6Z9-19Hy (1 µg) nélkülözhetetlen, míg a Z9-19Hy felesleges (18. ábra, Szöcs *et al.*, 2004).

A dién / tetraén optimális arányát vizsgálva a fogási eredmények azt mutatták, hogy a 100:0,1 arányú kétkomponensű elegy már szignifikáns vonzóképesseggel rendelkezik, és amennyiben a tetraén aránya eléri a 100:1 értéket, a vonzóképeség már tovább szignifikáns mértékben nem növelhető (19. ábra, Szöcs *et al.*, 2004).

A dién / tetraén kétkomponensű elegy optimális dózisát vizsgálva a fogási eredmények azt mutatták, hogy amennyiben a dién dózisa 1 µg akkor a kezeletlen kontroll (csalétek nélküli) csapdához képest szignifikáns számban estek csapdába a hímek. Nagyobb dózisú csalétekkel felszerelt csapdák fogása ennél nagyobb volt. A 30 µg-os csapdák fogási értékeit a dózis további emelésével már nem lehetett szignifikáns mértékben növelni (20. ábra, Szöcs *et al.*, 2004). A fenti kísérletekben kizárólag *O. fagata* hímeket fogtak a csapdák, noha az *O. brumata* rajzása is folyamatos volt a területen. A monoén szerepe viszont további tisztázásra vár.

5.3.3. Egy szokatlan szerkezetű (páros szénláncú) polién típusú szexferomon bioszintézisének *in vivo* vizsgálata: új kulcslépés feltárása a kökény-téliaraszolónál (*E. bajaria*)

Amint azt fentebb említettem, a kökény-téliaraszoló (*E. bajaria*) szexferomonjának meghatározása során két komponenszt azonosítottunk (Z3Z6Z9-18Hy és Z3Z6Z9-19Hy) (Szöcs *et al.*, 1996), amelyek szinergikus keveréket alkotnak (vö. 13. ábra). A két komponens szénláncá egyetlen szénatomban különbözik egymástól, a kisebb molekulatömegű vegyület láncá 18 szénatomból áll. Polién típusú szexferomonok csupán néhány családnál fordulnak elő (araszolólepkék, medvelepkék). Bioszintézisük – az eddig megvizsgált néhány faj alapján – a linolsavból ill. a linolénsavból indul ki, a végtermék, azaz a feromon-komponesek pedig páratlan szénláncúak (Millar, 2000). Az *E. bajaria* fajnál általunk talált páros szénláncú trién ebbe a képbe

nem illik bele. Ezért tűztem ki célul, hogy az *E. bajoria* szexferomon komponenseinek a bioszintézis útját feltárjuk.

Módszerként az alábbi, deutériummal jelölt prekursorok alkalmazásához folyamodtunk:

- [1,1,2,2-²H₄]-9Z,12Z,15Z-oktadekatrienol - [1,1,2,2-²H₄]-9Z,12Z,15Z-18OH
- [2,2,3,3-²H₄]-10Z,13Z,16Z-nonadecatriénsav - [2,2,3,3-²H₄]-10Z,13Z,16Z-19COOH
- [3,3,4,4-²H₄]-11Z,14Z,17Z-ikozénsav - [3,3,4,4-²H₄]-11Z,14Z,17Z-20COOH

Ezeknek a deutériummal jelölt vegyületeknek a tervezését és szintézisét Prof. S. Schulz és csoportja (Institut für Organische Chemie, Technische Universität Braunschweig, Braunschweig, Németország) végezte.

Az mintákat dimetilszulfoxidban (DMSO) oldottam fel (20 µg/µl), és az egyes oldatokat *E. bajoria* nőtények tojócsövére juttattam (1-2 µl /nőtény), mintegy 2 órával a csalogatási időszakot megelőzően. A csalogatási időszakban aztán a kezelt nőtények tojócsövéből kivonatokat készítettem (*n*-hexán). Annak érdekében, hogy a beépülés biztosan detektálható legyen, 15-15 db nőtényt használtam kezelésenként.

A kivonatok kémiai analízisét Prof. W. Francke és csoportja (Univ. Hamburg, Hamburg) végezte (GC-MS).

Az alkohol esetében nem történt deuterium beépülés egyik feromonkomponensbe sem. Ez azt mutatja, hogy az *E. bajoria* esetében nem az eddig feltárt módon (lásd: Millar, 2000) történik a feromon bioszintézise.

[2,2,3,3-²H₄]-10Z,13Z,16Z-19COOH kezelést követően beépülést észleltünk a páros szénláncú feromon komponensbe (Z3Z6Z9-18Hy). Emellett jelöletlen Z3Z6Z9-18Hy is kimutatható volt.

[3,3,4,4-²H₄]-11Z,14Z,17Z-20COOH kezelést követően szintén szintén tapasztaltunk beépülést a páros szénláncú feromon komponensbe (Z3Z6Z9-18Hy), továbbá a páratlan szénláncú komponensbe is (Z3Z6Z9-19Hy).

Ezek alapján egy új bioszintézis utat tételezünk fel (Göller *et al.*, 2007) (21. ábra), ahol a linolénsav C₂ egységgel történő lánchosszabbítását követően a kulcslépés az α-oxidáció, amelyet követően redukció és dekarboxiláció révén képződik a páros szénláncú feromon komponens. Tudomásunk szerint α-oxidáció előfordulása nem volt eddig ismeretes az elágazás nélküli zsírsavak bioszintézisében, az állatvilágban.

Feltételezésünk szerint a páratlan szénláncú feromonkomponens pedig az α-oxidációs lépés kihagyásával, dekarboxiláció révén keletkezik a már korábbról ismert úton.

5.3.4. A kis téliaraszoló (*O. brumata*) szexferomonjának valamint hasonló szerkezetű poliéneknek bioszintézise (szintézisút és szabályozás)

Feltételezhető volt, hogy a kis téliaraszoló (*O. brumata*) polién típusú szexferomonjának (1Z3Z6Z9-19Hy – Bestmann *et al.*, 1982; Roelofs *et al.*, 1982) bioszintézise alapvetően követi azt a linolénsavból kiinduló utat, amelyet egy Észak Amerikában honos medvelepke faj, az *Estigmene acrea* Drury (Lepidoptera: Arctiidae) szintén polién típusú szexferomonjának szintézisének posztuláltak (Roelofs and Bjostad, 1984). Ennek bizonyítására

azonban nem történt próbálkozás, ezért tűztük ki célul ennek a kérdésnek a vizsgálatát. Azt is vizsgálat tárgyává tettük, hogy a PBAN araszolólepkéknél is részét képezi-e a feromon bioszintézis szabályozásának.

Most is deutériummal jelölt prekursorokat alkalmaztunk (szintézis: Prof. S. Schulz, Technische Universität Brunschweig), mégpedig a következő kettőt:

- D₅-Z9Z12Z15-18COOH
- D₆-Z11Z14Z17-20COOH

A jelölt prekursorokat olajos oldatban juttattuk a nőstény lepkékbe (10 µg/µl – ebből 1 µl-t injektálva egy nőstény potrohába; inkubációs idő: 24 h), és a következő napon a csalogatási időszakban készítettük a kivonatokat. Kétféle kivonatot készítettünk: tojócső-kivonatot és a potroh kültakarójának kivonatát (ez utóbbit H-L. Wang társ-szerző) (mindkét esetben *n*-hexánt használtunk oldószerként). A kivonatokban a végtermékeket GC-MS segítségével azonosítottuk.

Mind a kétféle kivonatan a következő négy, kémiaailag egymással rokon polién jelenlétét azonosítottuk:

- Z3Z6Z9-19Hy
- 1Z3Z6Z9-19Hy (ez az ismert szexferomon)
- Z3Z6Z9-21Hy
- 1Z3Z6Z9-21Hy

Az eredmények azt mutatták, hogy a Z3Z6Z9-19Hy estében a jelzés beépült, mégpedig mindkét típusú kivonatnál, és mindkét prekursor esetében (21-55%-os beépülés) (Wang *et al.*, 2013). Kismértékű beépülés történt a bishomológ triénbe is (Z3Z6Z9-21Hy). A két tetraén esetében viszont csak a D₆-Z11Z14Z17-20COOH alkalmazása esetében észletünk beépülést, akkor is csak kis mennyiségben.

Mindez azt mutatja, hogy valóban a feltételezett bioszintézis útról van szó. Az, hogy a szexferomonként ismert tetraénbe csak kis mértékű beépülést tapasztaltunk minden bizonnyal a több lépésben történő szintézis következménye (higul a jel).

A PBAN hatást a faj természetes PBAN-jének alkalmazásával, fej-kivonat segítségével végeztük (Wang *et al.*, 2013). Dekapitált nőstények csökkenetett polién termelését (a fenti négy poliénről van szó) 0,2 nőstény egyenértéknyi (FE) fej-kivonat injektálásával részlegesen, míg 2 FE fejkivonattal teljes mértékben helyre lehetett állítani.

A jelen munka tárgyát nem képezte a szexferomonnal kémiaailag rokon szerkezetű poliének viselkedési hatásának vizsgálata. Bár régóta ismeretes, hogy a leírt egykomponensű szexferomon rendkívül nagy számban vonzza a fajazonos hímeket a feromoncsapdába, érdemes lenne megvizsgálni a többi, általunk azonosított vegyület szerepét is, a viselkedés-szabályozása (feromoncsapdák hatásereossége) szempontjából.

5.4. Polién feromon egy ősi családban is: a *Tischeria ekebladella* tölgyaknázó sörtésmoly szexferomonja

Kapcsolódó fontosabb cikkeim a kandidátusi fokozat megszerzése előtt:

-

Kapcsolódó fontosabb cikkeim a kandidátusi fokozat megszerzését követően:

Molnár et al., 2012.

5.4.1. Rovaranyag, különös tekintettel a faji hovatartozás ellenőrzésére

A kísérletekhez a *T. ekebladella* kifejlett hernyót ill. bábjait gyűjtöttük be kocsánytalan tölgy (*Q. petrea* (Matt.) Liebl.) levelein lévő aknában, az évek során ősszel (szeptember – november), Júlianna-major környékén, és természetes körülmények között teleltettük ki. Az aknákból, a feromon kivonatokhoz használt nőstény imágókból, a biotesztekhez és GC-EAD-hoz használt hím imágókból, és – amikor a kémiai azonosítást követően szintetikus szexferomonnal végeztünk csapdázási kísérleteket – a csapdák által fogott hím lepkékből is küldtünk példányokat (voucher specimens) Dr. E. J. von Nieuwerkerken (Natural Diversity Center, Leiden, Hollandia) részére, hogy a faj biztos azonosítását a külső morfológia vizsgálatokon túlmenően az ivarszervek morfológiai elemzésével ellenőrizze.

5.4.2. Feromonkivonás, viselkedési teszt, elektrofiziológia (GC-EAD) és szerkezetmeghatározás (GC-MS) specifikumai

Az évek során több feromon kivonási módszerrel próbálkoztunk. Azokat a kivonatok, amelyekből sikerült megfelelő minőségű GC-EAD futási ábrákat készíteni, és amelyekből ezt követően a szerkezetazonosítás történt, az ún. “egész test lemosás” (“whole body wash”) módszerével készítettem. Csalogató, még nem párosodott nőstény lepkékből *n*-hexán segítségével vontam ki a szexferomont. Egy-egy kivonathoz minimum tíz, ám sokszor kb. száz darab csalogató nőstényt használtam. A kb. 5 perces kivonást követően a kivonatot kb. 1 FE/μl-re töményítettem be.

Annak ellenőrzésére, hogy valóban sikerült a szexferomon kivonnom, egy egyszerű választásos biotestet alkalmaztam. Egy 20 cm átmérőjű Petri-csészébe egymástól távol két darab, egyéként 1 x 1 cm-es, előzőleg oldózserekkel tisztított szűrőpapír darabkát helyeztem. Az egyik szűrőpapírra 20 μl *n*-hexánt (kontroll), a másikra a kivonat 7 FE mennyiségét (szintén 20 μl *n*-hexánban oldva) mértem rá. Ezután a Petri csészébe egy hímet engedtem be, és 4 percig mértem, hogy a hím megközelíti-e valamelyik szűrőpapírt, ha igen, mennyi idő múlva, illetve feljegyztem hogy eközben mutatja-e az udvarlási viselkedési elemeket (jellegzetes szárnyrezegtetés, irányított haladás a feromon-forráshoz, potroh görbítés, párosodási próbálkozás). A megfigyeléseket a párosodási napszakban (sötétedést követő másfél órában), a természeteshez hasonló körülmények között végeztük Molnár Béla Péter akkori PhD hallgatómmal együtt.

A feromonhatást mutató kivonatok GC-EAD segítségével vizsgáltuk tovább, hogy a csápválaszt kiváltó komponensek számát és azok retenciós idejét meghatározhatjuk. Ezeket a méréseket szintén Molnár Béla Péter végezte.

A GC-EAD vizsgálatokhoz a kivonatoknak csupán egy részét használtuk fel. A kivonatok fennmaradó részét Prof. W. Francke és csoportja részére (Univ. Hamburg) küldtük el kémiai szerkezetazonosítás céljából (GC-MS). Az azonosítást követően ez a csoport végezte a szintézist is.

5.4.3. A feromonkivonatok viselkedési biotesztjének eredménye

A kivonatok előzetes Petri-csészés viselkedési hatásvizsgálata azt mutatta, hogy azok közül a *T. ekebeldalla* hímek közül, amelyek a kiindulási helyet egyáltalán elhagyták, valamennyi célirányosan a kivonattal kezelt szűrőpapír kereste fel, egyértelműen mutatva a párosodási magatartáslánc elemeit, beleértve a szűrőpapírral való párosodási kísérletet is (100 %-os válasz, kontroll: 0 %, N=12).

5.4.4. A feromonkivonatok rovarcsápdetektoros gázkromatográfiás (GC-EAD) vizsgálatának eredménye

A GC-EAD két markáns, reprodukálható csápválaszt jelzett, mindkettő esetében a megfelelő FID csúcsok egyértelműen jelentkeztek (15.92 perc.századmásodperc és 16.33 perc.századmásodperc retenciós időnél - 22. ábra) (Molnár *et al.*, 2012).

5.4.5. A feromonkivonatok elektrofiziológiailag (GC-EAD) aktív komponensei szerkezetmeghatározásának (GC-MS) eredménye

Az általunk 15.92 retenciós idővel jellemzett komponens GC-MS-el történő azonosítása az irodalomban publikált tömegspektrumokkal összevetve történt. A vegyület a Z3Z6Z9-3,6,9-trikozatriénnek bizonyult (Z3Z6Z9-23Hy). A trién önmagában azonban nem vonzotta szabadföldi csapdázásban a *T. ekebladella* hímjeit, mint arra számos, itt nem részletezett csapdázásos kísérlettel rámutattam.

A másik, általunk 16.33 retenciós idővel jellemzett komponens azonosítása már korántsem volt a szokásos GC-MS kiértékelési módszerekkel megoldható. Anélkül, hogy Prof. W. Francke kutatási kompetenciáját képező tömegspektrográfia területére tévednék, itt csupán megjegyzem, hogy annyi megállapítható volt a spektrumokból, hogy egy 23-as szénatomszámú tetraénről lehet szó. A homokonjugált szerkezetet figyelembe véve, még így is több olyan lehetséges izomér jöhetett szóba, amelyeknek meglepő módon teljesen azonosnak mutatkozott a tömegspektruma. A továbblépéshez a feltételezett szerkezetű tetraéneket szintetikusán elő kellett állítani, mivel olyannyira unikális szerkezetű vegyületekről volt szó, amelyek nemhogy közforgalomban, de még a világ néhány, erre szakosodott laboratóriumából sem volt beszerezhető. Az ily módon erre a célra szintetizált vegyületek tömegspektrumán kívül a retenciós idejét is figyelembe kellett vennie a szerkezetazonosításhoz. Ezeket a vegyületeket Prof. Francke megküldte számomra, hogy szabadföldi hatásvizsgálattal döntsem el, hogy melyik

közülük a feromon (vagy feromonkomponens). A bravúros, intuitív meglátásokat is igénylő tömegspektroszkópiai feltárás eredményeképpen megalapozottan feltételezhető volt, hogy a keresett szerkezettel rendelkező izomér a Z3Z6Z9Z19-3,6,9,19-trikozatetraén (Z3Z6Z9Z19-23Hy).

5.4.6. A szintetikus előállított komponensek hatásvizsgálata szabadföldi csapdázással

A szabadföldi csapdázásos kísérlet során tehát a tetraén, valamint a tetraén és a trién 1:1 arányú keverékét próbáltam ki, természetesen üres (csalogató anyag nélküli) kontroll csapdákhoz viszonyítva a fogási eredményeket. A tetraénnel csalétkezett csapdák olyan jelentős számban fogák a *T. ekebladella* hímjeit, hogy a csapdák ragacslapját naponta kellett cserélni, hogy elkerüljem, hogy telítődjenek a befogott példányokkal. A tetraénnel csalétkezett csapdák átlagos napi fogása $20,4 \pm 1,8$ db hím *T. ekebladella* volt, míg a tetraént és triént elegyét tartalmazó csapdáké $17,9 \pm 4,3$ db (a két átlag egymástól szignifikánsan nem különbözött) (23. ábra, ill. Molnár *et al.*, 2012 adatai alapján). Más *Tischeria* fajt a csapdák nem fogtak. Az üres kontroll csapdák egyetlen egy molylepkét sem fogtak.

A fentiek alapján megállapítható, hogy a *T. ekebladella* szexferomona a Z3Z6Z9Z19-23Hy. Tudomásunk szerint a Tischeriidae családból ez az első faj, amelynél a szexferomon szerkezetét sikerült felderíteni. A Z3Z6Z9Z19-23Hy pedig eddig egyetlen egy lepkéfaj szexferomona / feromonkomponeseként sem volt ismeretes (www.pherobase.com), sőt új természetes anyagnak (*“new natural product”*) bizonyult.

A trién funkcióját egyelőre nem sikerült felfedni. Elképzelhető, hogy taxonómiai rokon, szimpatrikus *Tischeria* faj(ok) reproduktív izolációjában van szerepe. Ezt azonban nem támasztja alá az eredményem, hogy a csupán tetraénnel csalétkezett csapdák más mikrolepidoptera fajt nem fogtak. Nem tudjuk továbbá azt sem, hogy a trién érzékelése specifikus receptor segítségével történik-e, vagy esetleg a tetraén receptora érzékeli a triént is. Ennek eldöntésére egyedi kémiai érzékszőrök vizsgálatával, ún. *“single sensillum recordings”* (SSR) módszerével lenne esély. A kérdés tehát további vizsgálatokat igényel.

Kristensen *et al.* (2007) rendszerében piros nyíllal jelöltem meg a polién típusú feromonok előfordulását (24. ábra). Filogenetikai szempontból értékelve az eredményeket meglepő, hogy polién típusú feromonok nemcsak az araszó- és medvelepkék családjában, valamint a bagolylepkék családjának egyes alcsaládjaiban (pl. Hypeninae), hanem egy olyan ősi családban is előfordulnak, mint a Tischeriidae. Valószínűleg ez arra utal, hogy a lepkék törzspejlődése során a polién típusú feromonok egymástól függetlenül, több alkalommal is megjelentek. További érdekesség, hogy a szintén ősi Eriocranidae (Zhu *et al.*, 1995) és Nepticulidae (Tóth *et al.*, 1995) családokban – a *T. ekebladella* feromonjával ellentétben – más típusú, a tegzeseknél előforduló feromonokhoz (Löfstedt and Kozlov, 1997) hasonló szerkezetek fordulnak elő. A kérdés behatóbb vizsgálatához a lepkék szisztematikájával foglalkozó szakemberek bevonása szükséges.

5.5. Városi zöldterületek vadgesztenyefáinak inváziós kártevő molykepkéje, a *Cameraria ohridella*: feromon-meghatározás, a védekezés időzítése és a helyes időzítés hatása a védekezés eredményességére

Kapcsolódó fontosabb cikkeim a kandidátusi fokozat megszerzése előtt:

-

Kapcsolódó fontosabb cikkeim a kandidátusi fokozat megszerzését követően:

Hoszbajar és Szócs, 1998; Francke et al., 2002; Szócs et al., 2006; Szócs és mtsi, 2011.

5.5.1. A probléma és a célkitűzés

Az Ohridi tó környékéről 1985-ben előkerült faj, a vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella*) (Lepidoptera: Gracillariidae) a tudományra nézve új fajnak bizonyult, amely egyben a génusz első európai képviselője is. 1986-ban írták le (Deschka and Dimic, 1986). Felfedezését követően hamarosan terjedni kezdett, mégpedig viharos sebességgel. Hazánkban először 1993-ban észlelték felbukkanását a Dunántúlon (Szabóky, 1994). 1995-ben már 80-90%-os lombpusztulást is okozott Keszthely környékén (Czencz és Bürgés, 1996). Budapesten először az 1995-1996-os években okozott látványos károkat (Kerényiné-Nemestóthy, 1997). Hazánkban három nemzedéke biztosan kifejlődik. A lehullott levelekben, az aknában bábként telel (Kerényiné-Nemestóthy, 1997). A hernyó a levél belsejében az aknában fejlődik, így kontakt növényvédőszerrel csak abban az esetben érhető el, ha a növényvédőszer kijuttatását a petekrakást megelőzően végezzük el. Ekkor ugyanis a nőstény lepkék a petéiket a már növényvédőszerrel bevont levelek felületére rakják le, és a kikelő kis hernyók mielőtt berágnák magukat az aknába érintkezésbe kerülnek a szerrel.

Nyilvánvaló volt, hogy a növényvédőszer kijuttatásának helyes időzítése kulcsfontosságú a védekezés eredményessége szempontjából. Akkoriban azonban nem állt rendelkezésre a rajzás megfigyeléséhez feromon- vagy másmilyen rovarcsapda (pl. színcsapda). A fénycsapda alkalmazása számos okból nem volt megvalósítható (a kártevő csekély mértékű vonzódása a fényhez, városi környezet, aspecifikus vonzó hatás – széles fajspektrum, a kártevő parányi mérete, stb), így a vizuális rajzáskövetésre és a kinevelésre támaszkodhattak a szakemberek. A változatos mikroklimájú nagyvárosi környezet viszont sok megfigyelési hely bevonását tette szükségessé, tehát olyan specifikus csapdára volt szükség, amelyet könnyen és magasfokú rovarügyi képzettség nélkül is lehet üzemeltetni. A színcsapdák és feromoncsapdák ilyen célra alkalmasak. A színcsapdák alkalmazása kézenfekvőnek tűnt, hiszen az imágók nappal rajzanak. Miután többféle színű színcsapdával (áttetsző, fehér, sárga, kék, zöld, piros, barna, különféle árnyalatban) eredménytelenül próbálkoztam, így beláttam, hogy átütő sikert csak a kártevő szexferomonjának a meghatározása és ennek alapján feromoncsapda kifejlesztése révén remélhetünk. Ezt tűztam ki tehát célul.

5.5.2. Rovaranyag és a csalogató viselkedés napszaki aktivitásának vizsgálata

A vizsgálatokhoz a lepkéket úgy nyertem, hogy bábokat gyűjtöttem, és az imágókat kikeltettem. Ehhez a mollyal erősen fertőzött, de vegyszeres védekezésben nem részesített vadgesztenyefák lombját gyűjtöttem, elsősorban ősszel, a lombhullás időszakában. Ez alkalmanként sokszáz liternyi lombot jelentett. A lombot természetes körülmények között tároltam. Átteleltetés után a lombot nagyméretű lavórokba tettem szét, és továbbra is természetes körülmények között tartva azokat, a várható rajzásidő közeledtével naponta, a reggeli órákban vizsgáltam át és gyűjtöttem be a kikelt imágókat.

A hímeket és a nőstényeket elkülönítettem egymástól, majd külön izolátorokban, továbbra is természetes körülmények között tároltam. A nőstény lepkéket óránként megfigyelve feljegyeztem a csalogató viselkedést mutató példányok számát. Arról, hogy a csalogató nőstények valóban ugyanabban a napszakban vonzzák a hímeket, szűz nőstényes csapdázással is meggyőződtem.

5.5.3. A csalogató viselkedés leírása és a hím válaszreakció napszaki aktivitás-vizsgálatának eredményei

A *C. ohridella* nőstények csalogató testtartása jól megfigyelhető, és rendkívül jellegzetes. A szárnyak terpesztése akkor is árulkodó, ha csak kis mértékű, és a kinyújtott tojócső nem, vagy csak alig látható. A potroh begörbítése is igen feltűnő, és ilyenkor a kinyújtott tojócső többnyire könnyen észrevehetővé válik. A csalogató viselkedés napszaki ritmust követ: leginkább a reggeli, délelőtti órákban figyelhető meg. A legtöbb nőstény 9-11 óra között csalogat. Délben csökken a csalogató nőstények száma, és 13 óra után gyakorlatilag megszűnik.

A csalogató nőstényekkel csalétkezett szexcsapdák ennek megfelelően szintén a délelőtti órákban csalogatják a hímeket (Hoszbajár és Szűcs, 1998; 25. ábra). A fentiek alapján a csalogató nőstényekből a szexferomont kivonását a délelőtti órákra időzítettem.

5.5.4. A feromon kivonása és a kivonat viselkedési biotesztje

A csalogató viselkedést mutató nőstényekből különféle módszerekkel kísértem meg kivonni a feromont. Tojócső kivonatokat egy-egy alkalommal kb. száz lepkéből készítettem. Az légtérből történő feromon-visszafogásos módszernél ("volatile collection" – CLSA készülékkel) hasonló számú nőstény lepkét használtam, mivel a lepkék befogadására szolgáló üveglombik mérete és a pumpa kapacitása több lepke felhasználását nem tette lehetővé. Az ún. egész test lemosásos ("whole body wash") kivonatok készítésénél azonban már jóval több lepkét lehetett felhasználni, így sok esetben néhány délelőtti folyamán akár 600-800 db nőstényt is. Oldószerként *n*-hexánt vagy *n*-pentánt használtam. Ezeket a kivonatokat elszívófülkében légáram segítségével töményítettem be.

A feromon kivonás eredményességéről biotesztekkel győződtem meg. A csapdázásos (viselkedési) teszthez a kivonat kis mennyiségét (5 FE) a terepen szűrőpapír kibocsátókra juttattam 10 µl-es Hamilton fecskendő segítségével, majd a ragacsos csapdákat haladék nélkül összeállítottam és

vadgesztenyefák ágára helyeztem. A befogott hím lepkéket a csapda kihelyezésétől számított 20 perc múlva számoltam össze.

5.5.5. A feromonkivonat szabadföldi hatásvizsgálatának eredménye

Mindhárom féle módszerrel készült (ún. “egész test lemosás”, illatanyag visszafogás és tojócső kivonat) feromon-kivonat jelentős mértékű csápválaszokat váltott ki az EAG vizsgálatok során, szűrőpapírra mérve, Perti-csészes labortesztben másodperceken belül odavonzotta párosodási kísérletre sarkallta a hímeket. A legmarkánsabb hatást a “egész test lemosás” módszerével készített kivonatok mutatták, így a későbbiek során ezt a módszert alkalmaztam leginkább. A 26. ábra egy ilyen kivonat 5 FE mennyiségével csalétkezett csapdák fogását mutatja 20 perc alatt. A csalétkezetlen kontrollhoz ($1,5 \pm 0,5$ hím lepke) képest a kivonattal csalétkezett csapdák szembetűnően, és szignifikánsan nagyobb számban fogták a hímeket ($95,5 \pm 16,5$ hím lepke). Azt is módomban volt megfigyelni, ahogy a csapdához érkező hímek a kivonattal csalétkezett szűrőpapír kibocsátóval párosodni próbáltak.

5.5.6. A feromon kivonatok vizsgálata csápdetektoros gázkromatográfiával (GC-EAD)

Elektroantennográfiás vizsgálatokhoz általában a kivonatok 2 FE mennyiségét használtam. A csápválaszokat az oldószerrel szemben EAG módszerével mértem, míg az aktív komponens retenciós idejének meghatározását GC-EAD módszerét használtam. Mindkét esetben a csápdetektorba (EAD) fajazonos hím lepke csápját preparáltam fel. A GC-EAD mérés során külön futásban, de azonos oszlopokat (SP2340 ill. ULTRA 1) és programot használva szénhidrogén sorozatokat is futtattam, hogy csápválasz retenciós idejét össze lehessen hasonlítani. A kivonatokhoz és a szénhidrogén szintetikus mintákhoz is telített decil acetátot ko-injektáltam, hogy ily módon a kivonat és a szénhidrogén sor futásának szinkronjáról meggyőződhessek.

5.5.7. A feromon kivonatok csápdetektoros gázkromatográfiával (GC-EAD) végzett vizsgálatának eredményei

A kivonatok GC-EAD vizsgálata során már 2 FE mennyiség injektálásakor markáns csápválaszt észleltem, ámde a megfelelő retenciós időnél a FID nem jelzett csúcsot. A 27. ábra SP2340-es oszlopon történt futást mutat be, de hasonló volt a helyzet ULTRA-1 oszlop esetében is. A mintával egyidőbe S10:Ac-ot is injektáltam, hogy a retenciós idők összehasonlításához ez alapul szolgáljon. Külön futásban pedig HP szénhidrogén sorozatmintákat is vizsgáltam, minden esetben S10:Ac-ot ko-injektálva. Így behatárolható volt, hogy a csápválasz retenciós ideje (azaz a FID detekciós határánál kisebb mennyiségben jelenlévő feromon) melyik két standard szénhidrogén retenciós ideje közé esik.

5.5.8. A GC-EAD alapján jelzett elektrofiziológiailag aktív vegyület szerkezetének meghatározása (GC-MS)

A későbbiekben Prof. Francke és csoportja (Univ. Hamburg) csúcstechnológiát képviselő GC-MS készüléken végzett futások során, a csápválasznak megfelelő retenciós időszakban speciálisan megnövelt érzékenységgű üzemmódban végülis értékelhető tömegspektrumot sikerült felvennie. A tömegspektrum megegyezett annak a vegyületnek a tömegspektrumával, amelyet Svatos *et al.* (1999) tőlünk függetlenül, szintetikus minták sorozatainak EAG vizsgálata során indirect módon posztulált. Ennek a vegyületnek a retenciós ideje is megegyezett a csápválaszt kiváltó vegyület retenciós idejével. Bizonyítást nyert tehát, hogy a *C. ohridella* nőtényei által termelt szexferomon nem más, mint a (E)8,(Z)10-tetradecadienal (E8Z10-14Ald) (Francke *et al.*, 2002).

5.5.9. A szintetikus feromon dózis-hatástartam vizsgálata kétféle kibocsátóval

A teljes szerkezetazonosítást megelőzően a fent idézett Svatos *et al.* (1999) publikációja már megfelelő alapot nyújtott arra, hogy kísérleti csapdákat fejlesszünk ki. Ehhez kísérleti úton meg kellett határozni, hogy milyen kibocsátót alkalmazzunk és milyen dózisban mérjük a feromont a kibocsátóra. A hatáserősségen túmenően a kulcskérdés a hatástartam volt. Meg kellett határozni tehát, hogy adott feromondózis adott kibocsátón meddig őrzi meg a vonzókéességét szabadföldi körülmények között. Ezúttal tehát elsősorban arra voltam kíváncsi, hogy a feromon egyre kisebb dózisaival csalétkezett csapdák hány példányt fognak az idő függvényében (és nem a rajzás csúcscor mérhető maximális fogásokra), ezért ragacsos csapdákat használtam.

5.5.10. A szintetikus feromon dózis-hatástartam – kibocsátó vizsgálatának eredményei

Egy dózis-hatástartam kísérletsorozat eredményét mutatom be a 28. ábrán, kétféle kibocsátó esetében. Látható, hogy igen kis dózisokban is erős vonzókéességű a feromon. Sok leolvasáskor a ragacslapok telítődtek a befogott hímekkel. Összehasonlításra azok a leolvasási időpontok adtak alkalmat, amikor kevesebb moly rajzott, és így a csapdák nem telítődtek. Erre tekintettel megállapítható, hogy a 10 µg-os dózis ugyanannyi hímét vonzott a csapdába, mint a 30 µg-os, ám gyakorlati szempontból a 3 µg-os dózis is kiválónak mutatkozott. Még az olyannyira kis dózis is, mint a 0,1 µg-os hatékony volt, és sokszorosán felülmúlta a csalétek nélküli kontroll csapdák “véletlen” berepülésből adódó fogását. Ez utóbbi (üres kontroll) csapdák fogási eredményeit a 28. ábrán nem jeleztem, ám például a 2000 május 8-15. időszakra a feromon 0,1 µg-os mennyiségével csalétkezett Wheaton kapszulás csapdák átlagos fogása 260 ± 140 db volt, az MSZ9691/6 gumigyűrűs csapdáké 130 ± 20 db, addig a csalétek nélküli kontroll csapdáké 20 ± 15 db. A kétfajta kibocsátó közül pedig a Wheaton kibocsátó mutatkozott megfelelőbbnek.

5.5.11. Kísérletek a megfelelő csapdatest-típus kiválasztására

A *C. ohridella* csapdázásánál a csapdatest típusa is fontos, hiszen a kártevő sokszor olyan nagy tömegben rajzik, hogy a ragacsos csapdák ragacslapja nagyon hamar, olykor akár negyed óra alatt betelik a befogott hímekkel. Így a csapda ezt követően az odacsalogatott lepkéket már nem képes befogni. Amennyiben ez bekövetkezik, úgy sem a rajzáscsúcsok és a tömeges rajzás időbeli alakulását nem képes nyomonkövetni a csapda. Triviálisnak tűnhet, valójában mégis fontos, megvizsgálandó kérdés, hogy az elvileg nagy fogókapacitású varsás csapdák valóban képesek-e kellő egyedszámban befogni a feromonra érkező *C. ohridella* hímeket, vagyis alkalmasak-e ez a csapdatípus a *C. ohridella* rajzásának nyomonkövetésére. A vizsgálatokhoz Csalomon[®] ragacsos (RAG) és varsás (VARL+) típusú csapdatesteket használtam.

A kísérleteket Budapest több pontján végeztem. A helyszíneket úgy választottam ki, hogy legyen közöttük olyan is, ahol várhatóan nagy tömegben rajzik a kártevő, és olyan is, ahol a korábbi védekezések eredményeképpen gyenge rajzásra számítnak. A csapdák működtetését egyes helyeken együttműködők végezték (lásd a vonatkozó cikkek társszerzőit).

5.5.12. A megfelelő csapdatest-típus kiválasztását tisztázó kísérletek eredményei

A 29. ábrán látható, hogy ahol a kártevő populációsűrűsége kicsi volt (rendszeres védekezés – Herman Ottó út), ott a ragacsos és a varsás feromoncsapdák egyaránt jól mutatták a rajzás lefutását. Ott viszont, ahol nagy tömegben rajzott a kártevő, a szezon jelentős részén (vegyszeres védekezési tilalom - Kőérberek úti vízmű védterület), a nagy fogókapacitású varsás csapdák jól mutatták a rajzás intenzitását, míg a ragacsos csapdák nem, mivel ez utóbbiak hamar telítődtek a befogott lepkékkel (Szócs és mtsi, 2003).

5.5.13. Szükség van-e monitoring-hálózatra Budapesten?

Felmerül a kérdés, hogy egy városon belül, például Budapesten, mutatkozik-e különbség a rajzás lefutásában, a rajzáscsúcsok megjelenésében. Ennek megvizsgálására Budapest több pontján követtük nyomon a *C. ohridella* rajzásának alakulását munkatársaimmal (2002-2003). A kísérleteket rendszerint az egész vegetációs periodusra kiterjedően végeztük, de az eredményeket bemutató ábrákon az első lepkenemzedék rajzására szorítkoztam, mivel a védekezés sikere szempontjából ennek kulcsszerepe van.

5.5.14. Eltérő rajásmenetek kimutatása Budapesten belül

A 30. ábrán két, egymástól légvonalban viszonylag közel fevő, de mikroklímájában jelentősen eltérő helyen végzett rajásmenet nyomonkövetés eredményét mutatja be. A Margitsziget hűvös, párás mikroklímájú, míg a Szilágyi Erzsébet fasor meleg és sokkal szárazabb környék. A két helyszín között jelentős, majdnem két hétes az eltérés az első nemzedék rajzáscsúcsának megjelenésében (2002). Hasonlóképpen jelentős, bizonyos relációban akár négy hetes eltérés is látható a 31. ábrán (Vályi és mtsi, 2003).

Tekintettel arra, hogy a petéből kikelő kis hernyók azonnal befurakodnak a levél belsejébe, így akár egy hetes késedelem a védekezésben jelentős hatékonyságcsökkenéssel járhat. A nagyvárosok mikroklimája rendkívül heterogén, ezért ennek megfelelően sok helyütt célszerű a rajzást nyomonkövetni.

5.5.15. A védekezés időzítésének az eredményességre

Kíváncsi voltam arra is, hogy egy konkrét esetben megvizsgáljam, hogy egy nem túlságosan hosszúnak tűnő, mintegy nyolc napos eltérés a *C. ohridella* elleni védekezésben milyen hatással lehet a kártétel alakulására. A kísérletre a Margiszigeten került sor 2002-ben, a Fővárosi Kertészeti Nonprofit Zrt és az akkori nevén Pest Megyei Kormányhivatal Növény- és Talajvédelmi Igazgatósága munkatársaival közösen. A rajzást 3 db varsás (Csalomon® VARL+) feromoncsapdával követtük nyomon. A sziget déli és középső részén a védekezést úgy időzítettük, hogy az várhatóan hatásos legyen, míg a sziget északi részén ehhez képest 8 nappal későbbben történt a védekezés. A védekezéshez egy kitinszintézis-gátló szert, a Nomolt 15 SC-t (hatóanyag: teflubenzuron 0,1 %, ehez 0,025%-ban 60%-os Nonit-ot adagoltunk) használtunk, az akkoriban hatályos közterületi engedélyokiratnak megfelelően. Kijuttatástechnika és értékelés: lásd a NeemAzal T/S kísérletnél leírtakat.

A csapdák fogása azt mutatta, hogy az áttelelő bábokból kikelő lepkék rajzása meglehetősen rövid idő alatt érte el a tömeges mértéket, ill. a csúcst. Az első példányokat április 17-én jelezték a csapdák, és április 24-én is csak néhány tucat hím fogtak átlagosan a csapdák. A következő héten (május 5.) viszont a csapdánkénti átlagos fogás már meghaladta a 700 db-ot. A rajzáscsúcsot az május 9-i leolvasáskor észleltük. Ekkor a csapdánkénti átlagos fogás több volt, mint 2000 db (32. ábra).

A sziget déli részén a védekezést április 29-30-án (éjszaka) hajtottuk végre, vagyis a tömeges rajzás kezdetekor, de mintegy 10 nappal a rajzáscsúcsot megelőzően. A sziget északi részében viszont május 7-8-án került sor a védekezésre, azaz a rajzáscsúcskor.

Az első hernyó nemzedék aknáinak értékelésénél azt tapasztaltuk, hogy a sziget déli részén száz levélen átlagosan mindössze 4 db akna volt megfigyelhető. A sziget északi részén viszont a száz levélen átlagosan 25 db akna mutatkozott. A későbbi értékelésekkor ezek az értékek már gyakorlatilag nem változtak. Ebben feltehetően a növényvédőszer hosszú hatástartama is közrejátszhatott. A kezeletlen kontroll területen (Kőérbereki út) az első aknafelvételezéskor száz levélen átlagosan 24 db aknát számoltunk. A második értékeléskor ez az érték 51-nek, míg a harmadik értékelésnél 204-nek adódott (Szöcs és mtsi, 2011; Szöcs, 2014).

Az eredmények jól mutatják, hogy a védekezésre a tömeges rajzás kezdetekor haladéktalanul sort kell keríteni. Nyolc napos késlekedés a védekezésben teljesen hatástalan az adott nemzedék ellen. A későbbiek során a károsítás mértéke már számottevően nem emelkedett. Ezzel szemben a kezeletlen kontroll fákra a második és a harmadik nemzedék aknái is tömegesen jelentkeztek. A károsítás mértéke mindaddig növekedhet, amíg csak zöld felület marad a leveleken.

Levonható az a következtetés, hogy az első rajzáskor, amennyiben a feromoncsapdk által jelzett tömeges rajzás kezdetéhez időzítjük a védekezést, úgy egyetlen kezeléssel megvédhetjük a vadgesztenyefák esztétikai értékét az egész szezonra szemben az országsszerte alkalmazott gyakorlattal (háromszori védekezés). Így jelentős költségmegtakarítás érhető el, és a környezetet sem terheljük felesleges növényvédőszerrel. A Fővárosi Kertészeti NonProfit ZRT a fenti módszer szerint jár el, amely tetemes költség-megtakarítást eredményez (Anonymous, 2010).

5.5.16. Mivel védekezzünk, ha a kártevő rezisztenssé válik a kitinszintézisgátló típusú peszticidekkel szemben?

Egy „pilot study” során egy, az akkoriban a vadgesztenyelevél-aknázómoly ellen kizárólagosan használt kitinszintézisgátló készítményektől eltérő hatásmechanizmusú növényvédő szer hatásának megvizsgálását indítványoztam. A közterületeken használható peszticidek köre ugyanis érthető okokból rendkívül szűk, így akkoriban már közel tíz éve néhány kitinszintézis-gátló készítményre alapozták a védekezést. Feltételeztem, hogy nem elhanyagolható annak kockázata, hogy előbb-utóbb erre a szertípusra rezisztens populációk alakuljanak ki. Ezért egy másféle hatásmechanizmusú, környezetbarát növényvédőszer hatásosságának megvizsgálását tűztem ki célul. Választásom egy botanikai perszticid, azaz egy természetes növényi kivonatra esett, hiszen feltételezhető volt, hogy egy ilyen szer közterületi alkalmazása sokkal kevesebb kockázatot rejt magában, mind az ettől eltérő hatásmechanizmusú szerek többségéé. Egy ilyen természetes kivonat az Indiában őshonos *Azadirachta indica* A. Juss (Meliaceae) („Neem-tree”) termésköpenyéből készített NeemAzal T/S (Trifolio-M GmbH, Lahnau, Németország), amelyet ellenőrzött technológiával és minőségben kereskedelmi forgalomba hoztak Németországban, majd az EU számos országában, továbbá többek között Kanadában, Új-Zélandon és Bulgáriában. A NeemAzal fő hatóanyaga az azadirachtin A, de többek között tartalmaz egyéb azadirachitonokat és nimbint is. Táplálkozásgátló és deterrens hatásán túlmenően - amennyiben a rovar mégis elfogyasztja - többféle rovarra nézve toxikus hatása is van, melyek közül különösen az emésztőrendszerre gyakorolt hatása említendő. A szer akkoriban hazánkban még nem volt engedélyezve, így a kísérleteimre az FVM kísérleti engedélyének beszerzését követően kerülhetett sor, a Trifolio-M GmbH által biztosított, több más országban már kereskedelmi forgalomban lévő minták felhasználásával. A szerválasztást az is motiválta, hogy akkoriban semmiféle botanikai növényvédőszer sem szerepelt még a hazai engedélyezett szerek listáján. A permetezések kivitelezését a Fővárosi Kertészeti Nonprofit NyRT munkatársai végezték (Phantom Ecology B-612 Standard Aspirato Unimog tehergépkocsi 400 L tartály, 0,5%-os oldat, 90 µm cseppátmérő, elektrosztatikusan töltött porlasztással). Az időzítésre használt feromoncsapdákat az (akkori nevén) Pest Megyei Növény- és Talajvédelmi Szolgálat (Gödöllő) munkatársai kezelték. A kísérlet a Népligetben zajlott. Két, egymás közvetlen közelében álló, hatalmas méretű vadgesztenyefából álló facsoportot szemeltünk ki. Az egyik csoportból 4 fát részesítettünk permetezésben, míg a másik csoportból 4 fák jelöltünk ki kezeletlen kontrollként. A szezon során két alkalommal jutattuk ki a szert, az első és a

második rajzáshoz időzítve. Az eredményességét 4x100 db, véletlenszerűen kiválasztott levélen lévő aknák számával mértük, az aknafelvételezést az első és a második hernyónépeség kifejlett aknáinak megjelenéséhez időzítve.

A NeemAzal T/S botanikai peszticiddel történő védekezéseket ragacsos és varsás feromoncsapdákkal folytatott rajzásmenetvizsgálatok alapján időzítettük. A csapdákat a környező, kezelésben nem részesített vadgesztenyefákon helyeztük el. Tekintettel arra, hogy a szer érzékeny az UV sugárzásra, és ezért a védendő lombozaton viszonylag hamar lebomlik, ezért egyrészt fontos volt, hogy a kijuttatást helyesen időzítsük, másrészt a második nemzedék ellen meg kellett ismételni a védekezést. Ennek megfelelően az első védekezésre április 29-én (az első rajzáscsúcs előtt egy héttel) került sor. Ekkor a ragacsos csapdák átlagos heti fogása 43 db hím *C. ohridella* volt, míg a következő héten ez az érték 96 db volt. Hogy az időzítés jól sikerült, azt a kezeletlen kontroll facsoportban lévő varsás csapdák fogása mutatta, hiszen a kezelés idején az átlagos fogás 56 db volt, míg a kezelést követő héten már meghaladta a 700 db-ot (33. ábra) (Szöcs és mtsi, 2004; Szöcs et al., 2007).

5.5.17. Egy botanikai peszticid hatásvizsgálatának előzetes eredményei

A május 28-i értékelés során a kezelt fák levelein nem találtam aknákat, míg a kontroll fák esetében száz levélen átlagosan 22,7 db aknát számláltam. A június 13-i értékeléskor a különbség ehhez hasonló volt (kezelt fák: 1,5 akna/száz levél, kontroll fák: 23,2 akna/száz levél). A második védekezést követően a kezelt fákön további aknákat nem találtunk, míg a kontroll fákön ez a szám jelentősen emelkedett (július 9: 231 akna/száz levél, augusztus 13: 283 akna/száz levél) (33. ábra, ill. Szöcs és mtsi., 2004; Szöcs et al., 2007). A kísérlet eredményét meggyőzőnek értékeltem, így a harmadik nemzedék ellen már nem védekeztünk. A rajzás nyomunkövetést azonban a kontroll fákön folytattuk, így észleltünk a szeptemberi, igen jelentős mértékű rajzáscsúcsot.

Levonható az a megállapítás, hogy a NeemAzal T/S botanikai peszticid segítségével hatásosan védekezhünk a *C. ohridella* ellen. Ez fontos információ, hiszen feltételezhető, hogy a szinte kizárólagosan és évek óta folyamatosan használt kitinszintézis gátló szerekkel szemben előbb-utóbb rezisztencia alakulhat ki. Amikor ez bekövetkezik, lesz alternatíva a védekezésben, mégpedig egy környezetkímélő szer révén. Azóta a NeemAzal T/S tudtommal hazánkban is felkerült az engedélyezett növényvédő szerek listájára, majd ezt követően a közterületi felhasználására is lehetőség nyílt.

5.5.18. Még feltáratlan feromonkomponens utáni kutatás

Esetleges szinergista (minor) feromonkomponesek keresésének több indítéka is volt. Annak ellenére, hogy a leírt egy-komponensű szexferomon szabadföldi vonzó hatása imponálóan erős volt, a hatalmas bokrétafák (vadgesztenyefák) lombozata körül nappal rajzó vadgesztenyelevél-aknázómolyok millióinak látványa még hatásosabb csalétek kifejlesztésére sarkallt. Volt azonban ennél elméletibb motivációm is. Noha a *C. ohridella* fajon kívül egyetlen egy *Cameraria* faj szexferomona sem volt ismeretes, feltételeztem, hogy a *Cameraria* génusz holarktikus fajainak finomabban hangolt a kémiai kommunikációja, mintsem hogy egy-egy vegyületre lenne

alapozva. Tehát, azt feltételeztem, hogy a *Cameraria* génusz fajai is többkomponensű szexferomonokat használnak, így a *C. ohridella* is. Mivel az ismert feromon kimutatása is analitikai bravúr volt, így arra reményem sem lehetett, hogy egy esetleges kis mennyiségben jelenlévő szinergista feromon komponens valamilyen közvetlen módszerrel (GC-EAD, GC-MS) ki lehessen mutatni. Ezért közvetett módszerhez folyamodtam. Olyan, a szexferomon szerkezetéhez kémiaiilag hasonló szerkezetű vegyületre gondoltam, amelynek molekulája kisebb, mint a szexferomoné, tehát illékonyabb a szexferomonnál. Így a feromonreceptorhoz térszerkezetileg akár hozzá is férhet, és hasonlósága révén alkalmas az ingerület keltésére. Természetesen specifikus receptor feltételezése ennél sokkal kézenfekvőbbnek látszott, amely egyben – ha sikerül kimutatni – a szinergista hatásra is érthető magyarázattal szolgálna. Elképzelésem szerint ilyen vegyület lehet például a szexferomon szénláncánál két szénatommal rövidebb láncú 8(E),10(Z)-8,10-dodekadienál (E8,Z10-12:Ald).

A E8,Z10-12:Ald előállítását Dr. Ujváry István (MTA Kémiai Kutatóközpont, Biomolekuláris Intézet, Budapest) végezte, mégpedig nem a feromonból kiindulva, hanem eredeti szintézisút alkalmazásával (Szöcs és Ujváry, 2006). Így kizárható volt a lehetősége annak, hogy a vizsgálandó vegyület a feromonnal akárcsak nyomnyi mennyiségben is szennyezett lett volna. A végtermék tisztasága >96% volt (NMR és GC). A vegyület általam feltételezett, önmagában is megmutatkozáknak vélt vonzó hatását ragacsos és varsás feromoncsapdákkal vizsgáltam, míg a szexferomonhoz adagolva az ugyancsak feltételezett szinergista hatás vizsgálatához csakis nagy fogókapacitású varsás csapdák jöhettek szóba, hiszen a szexferomon önmagában is olyan erősen vonzó hatású, hogy a ragacsos csapdák ragacslapja nagyon hamar (populációsűrűségtől függően akár 15 perc alatt is) olyannyira telítődhetnek a befogott hím lepkékkel, hogy ez az esetleg szinergista hatást elfedheti.

5.5.19. Egy új szexattraktáns és egyben szinergista leírása

A E8Z10-12:Ald (100 µg) vegyülettel csalétkezett varsás csapdák átlagosan 318±234 db hímét fogtak hetente, míg a csalétek nélküli kontroll csapdák mindössze 5,6±1,5 db hímét (34. ábra, ill. Szöcs és Ujváry, 2006; Szöcs *et al.*, 2012).

Amikor a E8Z10-12:Ald-et (10 µg) a feromonhoz (3 µg) kevertük, a kétkomponensű elegy több, mint négyezer hímét fogott, míg a feromon (3 µg) önmagában ezernél is kevesebbet (kétkomponens elegy: 4293±1173 db/csapda/hét, csak feromon önmagában: 855±176).

Miután a E8Z10-12:Ald garantáltan nem tartalmazott feromont, hiszen eltérő szintézis út alkalmazásával lett előállítva, továbbá ezt bizonyítja a kémiai minőségellenőrzés is, így a hatás valóban magának a E8Z10-12:Ald-nak tulajdonítható.

Ily módon bizonyítottam tehát, hogy a E8Z10-12:Ald önmagában is szexattraktánsa a *C. ohridella* fajnak, noha vonzóképesége gyengébb, mint a feromoné. Ennél fontosabbnak tartom, hogy bizonyítottam továbbá, hogy a E8Z10-12:Ald a feromonhoz megfelelő mennyiségben adagolva szinergista hatású.

Érdekes lenne megvizsgálni, hogy ez a szinergizmus milyen hatásmechanizmuson alapul. Feltételezem, hogy a E8Z10-12:Ald specifikus receptorhoz kötődik (és nem a feromon receptorához). Egyedi érzékszőrök elektrofiziológiai vizsgálatával az ún. “single sensillum measurements” módszerével választ kaphatnánk olyan kérdésekre, mint például, hogy a *C. ohridella* csápján található-e specifikus kemoszenzillum a szinergista érzékelésére, vagy arra, hogy külön idegsejt felelős-e a a szinergista érzékeléséért (ún. “neuron firing” összehasonlítása alapján). Mindezek vizsgálata tovább erősítené azt az feltételezésemet, hogy a *C. ohridella* szexferomona egynél több komponenseből áll, amelynek a *Cameraria* fajok specifikus kémiai kommunikációjában lehet szerepe.

5.5.20. Lehet-e a *C. ohridella* feromoncsapdával más *Cameraria* fajokat is detektálni?

Európában a *C. ohridella* az egyetlen *Cameraria* faj, ám világviszonylatban a génusz sok fajt foglal magában (trópusi és szubtrópusi viszonylatban lásd pl.: Kumata 1993; Kumata 1995). Ezeknek a fajoknak az észlelésére feromoncsapda nem áll rendelkezésre. Feltételeztem, hogy a *C. ohridella* szexferomona további *Cameraria* fajok szexattraktánsaként is szerepelhet. Amennyiben egy ilyen *Cameraria* faj bukkanna fel Európában, úgy a *C. ohridella* feromoncsapdában valószínűleg sokáig észrevétlen maradna, hiszen a fajok egymáshoz morfológiai igen hasonlóak. Felmerül a kérdés, vajon ténylegesen fennállhat-e ilyen veszély? Ezt a kérdéskört kívántam tanulmányozni oly módon, hogy British Columbia (Kanada) déli részén, ahol jónéhány *Cameraria* faj is él (Opler and Davis, 1981), *C. ohridella* szexferomon csapdékkal szabadföldi kísérletet végeztünk (helyi együttműködő: Dr. I. S. Otvos, Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Pacific Forestry Centre, Victoria BC, Canada). A kísérletek két, egymástól mintegy 8 km távolságban található, de eltérő mikroklímájú és növényzetű helyszínen folytak. A száraz mikroklímájú helyszínen egy tölgyfaj, a Garry tölgy, *Quercus garryana* Douglas (Fagaceae), míg nedvesebb klímájú helyen a salal cserje (*Gaultheria shallon* Pursh) (Ericaceae) és a Douglas fenyő (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirbel) Franco) volt jellemző. Mindkét helyen 9 db *C. ohridella* feromoncsapdát és ugyancsak 9 db csalétek nélküli kontroll csapdát működtettünk.

5.5.21. A *C. ohridella* feromoncsapda tesztjének eredményei Kanadában: a génusz-specifikus csapda értékelése karantén szempontból

A *C. ohridella* feromoncsapda jelentős számban vonzotta a *C. gaultheriella* Wals. hímjeit a salal cserjés helyen, míg a Garry tölgyes helyen a *C. lobatiella* Opler and Davis jött jelentős számban a feromoncsapdába. A csalétek nélküli kontroll csapdák egyik *Cameraria* fajból sem fogtak egyetlen egy példányt sem (35. ábra, ill. Szűcs *et al.*, 2006). Mindkét faj rajzásának nyomunkövetésére megfelelőnek bizonyult a *C. ohridella* feromoncsapda.

Íly módon bebizonyítottam, hogy a E8Z10-14Ald, amely a *C. ohridella* feromonjaként volt ismert (Svatos *et al.*, 1999; Francke *et al.*, 2002), további két *Cameraria* fajnak is szexattraktánsa. A kísérlet nemvárt hozadéka a

kanadai erdész kollegák számára, hogy a *C. lobatiella* nemcsak a *Q. lobata*, hanem a *Q. garryana* tölgyfajt is veszélyeztetheti.

Valószínű, bár bizonyításra vár, hogy a *C. gaultheriella* és a *C. lobatiella* nőstényei szexferomonként termelik az E8Z10-14Ald-et. Bár a földrajzi izoláción kívül az eltérő habitat is izolációs barrierként hathat, feltételezhető, hogy ezek a *Cameraria* fajok, de közülük is különösen a két kanadai faj, minor feromonkomponensek segítségével szelektív kémiai kommunikációs csatornákat használnak. Ha ez beigazolódik, akkor ezeknek a minor komponenseknek a felderítése fontos lehet annak érdekében, hogy az érintett fajokra fajspecifikus feromoncsapdát lehessen kifejleszteni. Ennek pedig elsősorban a karantén célú felderítésben lehet jelentősége.

6. A LEGFONTOSABB, TUDOMÁNYRA NÉZVE ÚJ EREDMÉNYEIM

- 6.1. Feltártam a szexferomon szerepét, összetételét, a kémiai kommunikáció fontos részleteit számos lepkefajnál, így a szitkárók (*Sesiidae*) családjában a ribiszkeszitkár (*Synanthedon tipuliformis*), a sátoraknás molyok (*Gracillariidae*) családjában a vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohriella*), a foltaknás molyok (*Tischeriidae*) családjában a tölgyaknázó sörtésmoly (*Tischeria ekebladella*), a gyapjaslepkék (*Lymantriidae*) családjában a nyárfa-gyapjaslepke (*Leucoma salicis*) az araszolólepkék (*Geometridae*) családjában az északi téliaraszoló (*Operophtera fagata*), a nagy téliaraszoló (*Erannis defoliaria*), a szegélyes téliaraszoló (*E. marginaria*), az aranyos téliaraszoló (*E. aurantiaria*), a tollascápú téliaraszoló (*Colotois pennaria*), a kökény téliaraszoló (*E. bajoria*), a kökény tavasziaszoló (*Theria rupicaprararia*) esetében. A meghatározott vegyületek között a *T. ekebladella* szexferomonja egyben új természetes anyagnak (new natural product) bizonyult.
- 6.2. A ribiszkeszitkár (*S. tipuliformis*) esetében kimutattam, hogy az európai, új-zélandi és kanadai populációk hímjei két-komponensű szexattraktánsal csapdázhatók, míg a tasmániai populáció esetében a főkomponens önmagában alkalmazandó (feromon polimorfizmus).
- 6.3. Az *E. bajoria* araszolólepke esetében új feromonbioszintézis utat írtam le, amelynél a szintézis kulcslépése α -oxidáció, szemben az eddig ismert β -oxidációval. Ez az első feltárt példa az állatvilágban arra vonatkozóan, hogy egyenes láncú zsírsavak bioszintézise α -oxidáció révén valósul meg.
- 6.4. Kimutattam, hogy a kis téliaraszoló (*O. brumata*) szexferomon bioszintézisének a szabályozásban a PBAN meghatározó szerepet játszik.
- 6.5. Szexattraktánst írtam le tíz araszolólepke faj, két karcsúbagoly faj (*Noctuidae*: *Hypeninae*) és két sátoraknás moly (*Gracillariidae*) faj esetében.
- 6.6. Téliaraszoló fajok esetében megállapítottam, hogy az *Erannis/Agriopsis* ill. a *Colotois* génusz egyes szimpatrikus fajai között a szelektív kommunikációs csatornák a feromon főkomponensének kiralításán alapulnak, míg más fajok esetében az epoxid csoport eltérő pozíciója vagy a rajzási időszak különbözősége az izoláció alapja.
- 6.7. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*C. ohridella*) szexcsapdához a megfelelő feromon-kibocsátót és ehhez a feromon alkalmazandó dózist meghatároztam, valamint a ragacsos ill. a nagy fogókapacitású varsás feromoncsapdák használhatóságát bizonyítottam.
- 6.8. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*C. ohridella*) esetében rámutattam arra, hogy a városi mikro-környezet jelentős mértékben befolyásolja a rajzás menetét, ezért sok megfigyelőállomásra épülő monitoring-hálózatra van szükség az előrejelzéshez.
- 6.9. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*C. ohridella*) esetében kimértem, hogy a feromoncsapdával felvett rajzásgörbe alapján mikorra célszerű a védekezést időzíteni. Ennek segítségével a korábbi háromszori vegyszeres védekezést egyre sikerült csökkenteni Budapest közterületein.

- 6.10. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*C. ohridella*) kémiai (feromon) kommunikációjának befolyásolása érdekében egy általam javasolt vegyületről, amely szénlánc a faj szexferomonjánál két szénatommal rövidebb, kimutattam, hogy egyrészt önmagában is szexattraktánsa a fajnak, másrészt szinergizálja a feromont.
- 6.11. Kimutattam, hogy az európai elterjedésű, inváziós vadgesztenyelevél-aknázómoly (*C. ohridella*) szexferomonjaként meghatározott vegyület egyben további két, Kanadában élő *Cameraria* faj szexattraktánsa is, és felhívtam a figyelmet, hogy ez milyen kérdéseket vet fel a feromoncsapdák karantén célú alkalmazása esetén.

7. A LEGFONTOSABB ÚJ EREDÉMYEIM GYAKORLATI HASZNOSÍTÁSÁNAK NÉHÁNY LEHETŐSÉGE

- 7.1. Az új feromon szerkezetmeghatározások és a csapdafejlesztéseim nyomán kártevő-specifikus, nagy vonzóképességű feromoncsapdák állnak rendelkezésre ezeknek a kártevőknek a megfigyelésére, rajzásuk nyomonkövetésre, előrejelzésére. Ezek a csapdák gazdagítják a Csalomon[®] feromoncsapdák kínálatát (MTA ATK NÖVI Alkalmazott Kémiai Ökológiai Osztálya; az aktuális listát lásd: www.atk-novi.hu/csalomon-csapdacsalad).
- 7.2. A ribizkeszitkár (*S. tipuliformis*) párosodásának gátlására (“mating disruption”), és ezáltal populációjának növényvédelmi célú gyérítésére az általam leírt szexattraktáns felhasználható az ún. légtértelítési védekezési módszer segítségével (“confusion technique”).
- 7.3. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*C. ohridella*) városi zöld területeken történő előrejelzésénél kimutattam, hogy a város (esetünkben Budapest) diverz környezetet jelent, ezért a megfelelő előrejelzés érdekében sok megfigyelési pontot magába foglaló monitoring hálózat működtetésére van szükség.
- 7.4. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*C. ohridella*) esetében kimutattam, hogy a feromoncsapdák fogási dinamika alapján mikorra célszerű a védekezést időzíteni, és így a korábbi háromszori vegyszeres védekezést egyetlen egy védekezésre sikerült csökkenteni Budapest közterületein. Az évenkénti költségmegtakarítás jelentősnek mondható, amelyhez hozzájárul az a fontos, de nehezen számszerűsíthető közvetett haszon, hogy a környezet vegyszerterhelését 1/3-ra lehetett leszorítani.

8. ÖSSZEFOGLALÁS

A lepkék a biodiverzitás fenntartásában, a megporzásban és a táplálékláncban betöltött szerepükkel az ember szempontjából hasznosak, ugyanakkor a fajok egy csekély hányada jelentős mezőgazdasági kártevőnek minősül. Morfológiai, taxonómiai, szisztematikai szempontból talán az egyik legjobban kutatott rovarrend, de az emberi érzékszervekkel felfoghatatlan kémiai kommunikációjuk, a párosodásuk során meghatározó szereppel rendelkező feromonok kutatása világviszonylatban alig 60 évre nyúlik vissza. Amikor közel négy évtizede bekapcsolódtam a feromonkutatásba még csak nagyon kevés lepkefaj feromona volt ismert. A feromonkutatás felíveléséhez kétségkívül az entomológusok és kémikusok együttműködésére és a műszeres mikro-analitikai kémiai módszerek ugrásszerű fejlődésére volt szükség.

Az Értekezésemben bemutatott kutatásaim arra irányultak, hogy olyan lepkefajok esetében tisztázzam a feromonoknak a szerepét, kémiai szerkezetét, a szintetikus feromon-komponensek hatását, specificitását valamint mindezen ismeretek felhasználási lehetőségét az előrejelzésében és a szelektív, környezetkímélő növényvédelemben, amely fajok esetében erre vonatkozóan még nem álltak rendelkezésre korábbi adatok. A kutatási projektek jelentős részben nemzetközi interdiszciplináris együttműködéssel folytak. A saját szerepem ezekben az együttműködésekben a kísérleti faj megválasztása, a kiszemelt faj párosodási magatartás-láncának vizsgálata, a szexferomon kivonása, a kivonatok elektrofiziológiai- és viselkedési hatásának ellenőrzése volt. Ezt követte a kivonatokból a feltételezhetően feromon-aktivitással rendelkező komponensek kémiai szerkezetének meghatározása és szintézise. Ezeket a kutatási feladatokat végezték az együttműködő feromonkémikusok. Ezt követően ismét a saját munkámat képezték a szintetikus feromonkomponensek hatásának vizsgálata és az optimális csalogatóelegy kifejlesztése. A fajspecifitás kérdésének tisztázása, a szelektív kommunikációs csatornák evolúciós szerepének vizsgálata és az eredmények gyakorlati alkalmazhatóságának kidolgozása szintén az én feladatokat képezték.

A fajok kiválasztásánál a szexferomon feltáratlanságán túlmenően szempontnak tekintettem, hogy az adott faj lehetőleg olyan csoportba (családba, alcsaládba) tartozzék, amely feromon szempontból akkoriban még *Terra incognita*-nak számított, így érdekes, merőben új szerkezetű vegyületek feltárásával kecsegtetett, hogy a génuszba lehetőleg több szimpatrikus faj tartozzék, amely a szelektivitás kérdését vetette fel. Lényeges szempontnak tekintettem azt is, hogy térségünkben növényvédelmi szempontból fontos fajról legyen szó.

A módszertan főbb elemei a következők voltak:

- begyűjtés, kinevelés, tömegtenyésztés, hogy a kísérleteimhez megfelelő számú, még nem párosodott, ismert koru imágóhoz jussak,
- faj párosodási viselkedésének megfigyelésére,
- a feromon kivonása (feromon mirigy kivonat készítése, vagy a kibocsátott feromon légtérből történő visszafogása),
- a kivonatok hatásának ellenőrzése (viselkedési vizsgálatok, elektroantennográfiái vizsgálatok - EAG),

- a kivonatokban az elektrofiziológia aktivitással rendelkező komponensek kiszűrése, retenció idejük meghatározása (csápdetektoros gázkromatográfia – GC-EAD)
- Az aktív komponensek szerkezetének felderítése (gázkromatográfia-tömegspektroszkópia – GC-MS), majd az így azonosított vegyületek izomérikusan és/vagy enantiomérikusan is nagy tisztaságú mintáinak szintézise (*ezt minden esetben interdiszciplináris együttműködés keretében a partner kémikus csoport végezte*)
- A szintetikus komponensek viselkedési hatásának bizonyítása és – több komponens esetében – az optimális csalogatóelegy meghatározása (komponens arány / dózis), szabadföldi csapdázással,
- az optimális csalogatóelegy formulázása kibocsátóba, hatástartam, hatáserősség és fajspecifitás vizsgálata szabadföldi csapdázással,
- szelektív kommunikációs csatornák elemzése.

A legfontosabb eredményeim:

Kiszemelt kártevő lepkefajok párosodási viselkedésének elemeit és feromonkibocsátásának napszaki ritmusát feltártam, a szexferomont kivontam, a kivonatok biológiai hatását ellenőriztem. Az együttműködő feromonkémikusok által azonosított és szintetizált komponensek hatását értékeltem, többkomponensű feromonok esetében az komponensek optimális arányát meghatároztam. A legjobb keveréket alkalmas feromon-kibocsátóba formuláztam és a csapdában alkalmazandó dózist meghatároztam. Szabadföldi csapdázással megállapítottam a hatástartamát, vonzóképességét és kártevő-specifitását, lehetővé téve feromoncsapdák kifejlesztését és alkalmazásukat a növényvédelmi előrejelzésben.

Így a szitkárók (Sesiidae) családjában feltártam a ribizkieszitkár (*S. tipuliformis*) két komponensből álló szexferomontját. A kémiai szerkezetmeghatározás során csak a főkomponens szerkezetét sikerült feltárni, míg a vonzó hatás szempontjából rendkívül fontos, néhány százalékban erős szinergista hatást mutató komponenst kémiai rokon vegyületek szabadföldi csapdázásos szűrővizsgálatával mutattam ki.

A ribizkieszitkár esetében kimutattam, hogy egy ritkának mondható jelenséggel állunk szembe, a feromonpolimorfizmussal. Az európai, új-zélandi és kanadai populációk hímjei ugyanis a hazai kísérleteim alapján optimalizált két-komponensű szexattraktánsal csapdázhatók, míg a taszáni populáció estében a főkomponens önmagában alkalmazandó.

A nagy téliaraszoló (*E. defoliaria*) valamit számos további, az *Erannis/Agriopis*, *Colotois* és *Theria* génuszba tartozó araszoló faj polién típusú, sok esetben epoxid csoportot is tartalmazó, királis szexferomontját feltártam, megállapítottam, hogy az azonos/átfedő rajzasidejű szimpatikus fajoknál a szelektív kommunikációs csatornák a feromonmolekula kiralitására, és/vagy pozíciós izomériára épül, míg a rajzaside tekintében vagy földrajzilag izolált fajok feromon főkomponense kiralitás / pozíciós izoméria szempontjából is azonos lehet.

Az északi téliaraszoló (*O. fagata*) kétkomponensű szexferomontjának a meghatározásakor kimutattam, hogy a főkomponens kettős funkcióval rendelkezik: egyrészt nélkülözhetetlen a fajazonos hímek vonzásához, másrészt attraktáns-antagonista a szimpatikus kis téliaraszoló (*O. brumata*) hímek számára. Ez utóbbi funkció a fajspecifikus kommunikációs csatornák

szempontjából lényeges, ugyanis az északi téliaraszoló kisebbik feromonkomponense szerkezetileg megegyezik a kis téliaraszoló szexferomonjával, tehát önmagában a kis téliaraszoló hímjeit vonzza.

A nyárfa gyapjaslepke (*L. salicis*) szintetikus szexferomonjának diasztereomérjei / sztereoizomérjei közül szabadföldi csapdázással meghatároztam, hogy melyik vonzza a faj hímjeit, azaz melyik tekinthető a faj szexferomonjának.

A kökény téliaraszoló (*E. bajaria*) polién típusú szexferomonkomponenseinek bioszintézisét tanulmányozva – deutériummal jelölt prekursorok alkalmazásával - feltártam, hogy a páros szénláncú főkomponens szintézisének a kulcslépés egy α -oxidációs lépés, szemben az eddig ismert β -oxidációval. Az α -oxidáció a rovarok zsírsav- / feromon-bioszintézisében korábban egyáltalán nem volt ismeretes.

A kis téliaraszoló (*O. brumata*) feromon bioszintézisének bizonyítottam, hogy a szabályozásban a PBAN meghatározó szerepet játszik.

A tölgyaknázó sörtésmoly (*Tischeria ekebladella*) szexferomonja a Z3Z6Z9Z19-3,6,9,19-trikozatetraén (Z3Z6Z9Z19-23Hy), ami egyben új természetes anyag ("new natural product"). Ez az első eset, hogy polién típusú szexferomonja van egy ősi családba tartozó lepkefajnak, amely arra utal, hogy a lepkék törzsfjlődése során a polién típusú feromonok egymástól függetlenül, több alkalommal is megjelentek.

A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*C. ohridella*) szexferomonjának meghatározását követően a szexcsapdához a megfelelő feromon-kibocsátót és ehhez a szintetikus szexferomon alkalmazandó dózist meghatároztam, valamint a ragacsos ill. a nagy fogókapacitású varsás feromoncsapdák használatosságát bizonyítottam. Rámutattam, hogy a városi mikro-környezet jelentős mértékben befolyásolja a rajzás menetét, ezért sok megfigyelő állomásra épülő monitoring-hálózatra van szükség az előrejelzéshez. Meghatároztam, hogy a feromoncsapdával felvett rajzágörbe alapján mikorra célszerű a védekezést időzíteni. Ennek segítségével a korábbi háromszori vegyszeres védekezést egyre sikerült csökkenteni Budapest közterületein.

A vadgesztenyelevél-aknázómoly feromoncsapda vonzó-képességének fokozása érdekében egy általam javasolt vegyületről - amely a feromonnál két szénatommal rövidebb láncú - kimutattam, hogy egyrészt önmagában is szexattraktánsa a fajnak, másrészt szinergizálja a feromont.

Szabadföldi csapdázásos kísérletekben kimutattam, hogy a *C. ohridella* szexferomonja egyben további két, Kanadában élő *Cameraria* faj szexattraktánsa is, és felhívtam a figyelmet arra, hogy ez milyen kérdéseket vet fel a feromoncsapdák karantén célú alkalmazása esetén.

9. SUMMARY

Moths and butterflies contribute to maintaining biodiversity, take part in pollination and have an important impact on food-chain, therefore regarded as beneficials. A small portion of species, however, are recorded as important pests in agriculture. Lepidoptera are one of the most studied groups of insects in respect of morphology, taxonomy and systematics. However, their chemical communication, especially their pheromones playing decisive part in their mating, being not perceivable by human sensory organs, have been target of study only in the past 60 years. When I joined to pheromone studies roughly forty years ago, the pheromone composition of only a very few species had been revealed. The rapid development of pheromone studies required collaboration of entomologists and chemists and the revolution of micro-analytical methods.

The main line of my studies was to reveal the role and composition of pheromones, as well as of pheromone components synthesized in course of these studies, elucidate their behavioral effect, species-specificity and feasibility of their practical application in monitoring of pests, in case of such moth species, where such studies have not been completed before. These studies were in considerable part been conducted in interdisciplinary, international collaborations. My part of these projects was to select species for the studies, to observe their mating behavior, to extract their sex pheromone, and to analyze the electrophysiological and behavioral effect of these extracts. These were followed by chemical structure elucidation and synthesis, completed by collaborating chemists. The second part of my contribution included verification of biological activity of synthetic pheromone components, optimization of blend ratio and dose of pheromone baits for traps, studying species-specificity / selectivity of communication channels, elucidating possible evolutionary aspects and developing details for practical application.

In selecting target species, my primary viewpoint was the unknown nature of their sex pheromone system. Further important viewpoints included that the given species should preferably belong to such a group (family, subfamily) which, in respect of pheromones, represented *Terra incognita* at that time, increasing the chance for finding novel type of pheromone structures. Another viewpoint favored genera with sympatric species, presuming questions of selectivity. It was also considered whether the species in question are considered in our region, as important agricultural pests.

Main elements of methodology included as follows:

- collection, rearing and culturing the target species, in order to obtain non-mated adults of known age in numbers for my studies,
- observation of mating behavior,
- extraction of pheromone (direct gland extract, recapturing airborne pheromone – volatile collection),
- verification of biological effects of extracts (behavioral studies, electroantennographical studies (EAG),
- screening of antennally active components in extracts by electroantennography coupled to gas chromatography (GC-EAD),

- structure elucidation of antennally active components by gas chromatography linked to mass spectroscopy (GC-MS), synthesis of identified compounds (isomerically and enantiomerically high purity syntheses) (*completed in course of interdisciplinary collaborations with pheromone chemists, in all cases*),
- verification of behavioral effects of synthetic compounds and, in case of blends, optimization of blends (ratio / dose) by means of field trapping studies,
- loading blends to appropriate dispensers, testing effectiveness, longevity and selectivity (species specificity) by means of field trapping trials,
- analyzing selectivity of communication channels.

My selected, most important results are the followings:

I clarified key elements in mating behavior, as well of diurnal rhythm of pheromone release of some selected lepidopterus species, regarded as agricultural pests. I extracted the sex pheromones of these species and verified biological activity of the extracts. I evaluated biological activity of synthetic pheromone components, synthesized by collaborating pheromone chemists, upon the structure elucidations of natural components in the extracts. In case of multicomponent pheromones, I developed optimal ratios of synthetic blends. I formulated these blends into pheromone dispersers, and optimized their respective doses, as baits in pheromone traps. I revealed the applicability, as well of species-specificity of these blends by field trapping trials for developing traps for practical monitoring of pests concerned.

In the family of clearwing moths (Sesiidae), I revealed the two-component sex pheromone of the current clearwing (*S. tipuliformis*). The main pheromone component was identified by direct chemical methods, while the minor, however, behaviorally essential component, was found in course of screening of candidate compounds, chemically related to the main pheromone component, by means of field trapping tests.

I proved pheromone polymorphism in the current borer. The two-component mixture, identified from a population in Hungary, was found to be the optimal blend also for populations across Europe, as well as in New Zealand and Canada, while the main component on its own serves exclusively as a sex attractant for populations in Tasmania.

With the help of identifying the sex pheromone of the mottled umber moth (*Erannis defoliaria*), as well as several further, sympatric geometrid species of genera *Erannis/Agriopis*, *Colotois* and *Theria* as polyene hydrocarbons and/or their oxygenated (chiral) derivatives, I established that selective communication channels are based on either chirality, or positional isomers, in case of those species of which flight periods overlaps. In contrast to this, closely related species isolated by either flight period, or geographically may share the same isomer, or enantiomer, as their respective sex pheromone.

In course of identification of the two-component sex pheromone of the northern winter moth, (*O. fagata*), I showed that the main pheromone component has a dual function: it is essential for attracting conspecific males while at the same time it is an attractant-antagonist for males of the sympatric common winter moth, (*O. brumata*). This dual effect is important for

maintaining selectivity between the respective communication channels for these species, because the minor pheromone component of the northern winter moth is chemically identical to the sex pheromone of the common winter moth, and on its own actually attracts common winter moth males.

Out of the synthetic stereoisomers of the basic structure, assigned to the sex pheromone of the satin moth, (*L. salicis*), I determined which one bears the behavioral activity, by means of field trapping tests.

Instead of β -oxidation, a new biosynthetic step, so far undescribed in insects, an α -oxidation was found in the biosynthesis of the main sex pheromone component of the winter geometrid, *E. bajaria*, with the help of applying deuterium labeled precursors.

It was demonstrated that the pheromone biosynthesis activating neuropeptide (PBAN) plays a decisive role in controlling pheromone biosynthesis in the common winter moth (*O. brumata*).

The sex pheromone of the oak leaf miner, *Tischeria ekebaldella* proved to be a new natural compound, Z3Z6Z9Z19-3,6,9,19-trikozatetraene (Z3Z6Z9Z19-23Hy). Polyenic hydrocarbons have been found so far only in case of advanced families. Revealing such a structure in the ancient family of Tischeriidae indicates that polienes appeared more than one time independently, in course of the phylogeny of Lepidoptera.

Having identified the sex pheromone, I optimized the dose of the synthetic pheromone, and selected an appropriate dispenser for trap bait for the horse-chestnut leafminer, *C. ohridella*. I demonstrated the applicability of sticky as well as of large-capacity funnel types of pheromone traps for monitoring. I pointed out that the seasonal flight curve is influenced by the micro-habitats in urban environment, therefore the monitoring system should include many probe-sites for a proper city-wide forecast. I determined the time-window for application of control measures, based on flight curves constructed from pheromone trap capture data. With the help of this knowledge, a single control measure proved to be suitable for the entire season in Budapest, in contrast to the earlier practice of applying pesticides for three times.

In order to further improve the attractiveness of the known sex pheromone of the horse-chestnut leafminer, I proposed a candidate compound, as a co-attractant, being shorter by two carbon atoms than the natural pheromone, and demonstrated that it is attractive on its own towards males of this species and, when blended to the pheromone, indeed functioning also as a trapping synergist.

It has been shown that the known single-component sex pheromone of *C. ohridella* attracts males of further two *Cameraria* species in Canada, which should be considered when using *C. ohridella* pheromone traps for quarantine purposes.

Köszönöm, hogy játszani is engedsz!

10. Köszönöm...

Sokaknak, nagyon sokaknak tartozom köszönettel. Mindegyiküknek hálás vagyok, a következő felsorolás viszont technikai okból korántsem teljes. Kérem, nézzék ezt el nekem.

Köszönöm nagybátyámnak, Szócs Józsefnek, a Magyar Természettudományi Múzeum Lepkegyűjteménye egykori munkatársának, az aknázómolyok nemzetközi hírű kutatójának, hogy gyermekkoromtól fogva példát mutatott természetszeretetből, felfedezésvágyból és hogy a Lepidopterológia megannyi részletébe bevezetett.

Köszönöm tanárainknak és diáktársainknak az általános iskolától kezdte a gimnáziumon át az egyetemig a szellemi táplálékot. Tanárainknak a színvonalas és élvezetes oktatásért tartozom köszönettel, diák- és hallgató társainknak pedig a pezsgő vitákért, disputákért, amelyek kölcsönösen elmélyítették tudásunkat.

Köszönöm intézetem meghatározó egyéniségeinek, elsősorban Jermy Tibor akadémikus úrnak és az Állattani Osztály valamennyi kutatójának, tapintatos, de hathatós tanácsaikat, és a szakmai folyosói beszélgetéseket.

Köszönöm Tóth Miklós akadémikus úrnak, aki a szakdolgozatom és az egyetemi doktori értekezésem elkészítéskor témavezetőm volt, hogy saját pályája korai szakaszában is szabad utat engedett szárnybontogató ötleteimnek, és köszönöm a sok évtizedes közös kutatómunkát.

Köszönöm Dr. Ronkay Lászlónak (Magyar Természettudományi Múzeum, Lepkegyűjtemény), hogy éveken keresztül fáradhatatlanul segített a feromoncsapdák által befogott, sokszor “viharvert” példányok meghatározásában.

Köszönöm az együttműködést valamennyi társszerzőmnek, akikkel közösen dolgozhattam. Nevük kiderül a publikációs listából. Mindegyiküknek hálás vagyok, így külön egyiküket sem lenne illdomos kiemelni. Egyetlen egy kivétellel. Külön köszönöm a sok évtizedes segítségét, a megannyi analitikai kémiai kérdés bravúros megoldását és a sok-sok nagy tisztaságú vegyületet, feromont Prof. Dr. Dr. h. c. mult. Wittko Francke professzor úrnak (Institute für Organische Chemie, Universität Hamburg).

Köszönöm a fiatal kollegáknak, az immár nemzetközileg is sikeres kutatókká vált egykori PhD hallgatóimnak, Dr. Kárpáti Zsoltnak és Dr. Molnár Béla Péternek, hogy nemcsak taníthattam Őket, de tanulhattam is Tőlük.

Köszönöm az asszisztenseimnek, Suvada Annának, Nyiri Andreának, Pintér Eszternek és a többieknek, hogy tevényeken járultak hozzá a kutató munka sikeréhez.

Az anyagi fedezetet eleinte a Intézet költségvetése biztosította, később pályázati források (OTKA 1012, 1329, T6329, T022006, T037355, K72767, K100421, OMFB 6348, NKFP 4/008, 4/012/2004, MAG GVOP-3.2.1-2004-04-0153/3.0, Swedish Institute 304mf/593/1999, továbbá Lund University, valamint Universität Hamburg).



11. IDÉZETT IRODALOM

- Anonymous 2010. A városi ökoszisztémákért. Magyar Mezőgazdaság 65: 24.
- Arn, H., Städler, E., and Rauscher, S., 1975. The electroantennographic detector – a selective and sensitive tool in the gas chromatographic analysis of insect pheromones. *Z. Naturforsch.* 30C: 722-725.
- Arn, H., Delley, B., Baggiolini, M., and Charmillot, P.J. 1976a. Communication disruption with sex attractant for control of the plum fruit moth, *Grapholitha funebrana*: a two-year field study. *Entomol. Exp. Appl.* 19:139-147.
- Arn, H., Rauscher, S., Buser, H.-R., and Roelofs, W.L. 1976b. Sex pheromone of *Eupoecilia ambiguella*: cis-9-dodecenyl acetate as a major component. *Z. Naturforsch. C.* 31: 499-503.
- Arn, H., Tóth, M., Priesner, E. 1986. List of Sex Pheromones of Lepidoptera and Related Attractants. OILB-SROP / IOBC-WPRS, Paris, pp. 123.
- Bakke, A., Lie, R. 1989. Mass trapping. P. 67-87. In: Jutsum, A. R., Gordon, R., F. S. (eds.), *Insect pheromones in plant protection*. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore. pp. 369.
- Balázs, K. 1997. The importance of parasitoids in apple orchards. *Biological Agriculture Horticulture* 15: 123-129.
- Beadle, G. W., Ephrussi, B., 1936. A technique of transplantation for *Drosophila*. *Am. Nat.* 70:218-225.
- Behere, G. T., Tay, W. T., Russell, D. A., Heckel, D. G., Appleton, B. R., Kranthi, K. R., Batterham, P. 2007. Mitochondrial DNA analysis of field populations of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera : Noctuidae) and of its relationship to *H. zea*. *BMC Evolutionary Biology* 7: (117)
- Bengtsson, M., Kárpáti, Zs., Szócs, G., Reuveny, H., Yang, Z., Witzgall, P. 2006. Flight tunnel responses of Z strain European corn borer females to corn and hemp plants. *Environm. Entomol.* 35:1238-1243.
- Berger, R. S. 1966. Isolation, identification and synthesis of the sex attractant of the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 59: 767-771.
- Bestmann, H. J., Brosche, Th., Koschansky, K., Michaelis, K., Platz, H., Roth, K., Süß, J., Vostrowsky, O. 1982. Pheromones – XLII. 1,3,6,9-Nonadecatetraene, das Sexualpheromon des Frostspanners *Operophtera brumata* (Geometridae). *Tetrahedron Lett.* 23: 4007-4010.
- Bierl, B. A., Beroza, M., Collier, C. W. 1970. Potent sex attractant of the gypsy moth: its isolation, identification, and synthesis. *Science.* 170: 87-89.
- Birch, M. 1974. Introduction. pp 1-7, In: Birch, M. (ed.), *Pheromones*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, London, American Elsevier Publishing Company, Inc., New York. pp. 495.
- Borden, J. H. 1974. Aggregation pheromones in the Scolytidae. pp. 135-160. In: Birch, M. (ed.), *Pheromones*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, London, American Elsevier Publishing Company, Inc., New York. pp. 495.
- Brady, U. E., and Nordlund, D. A. 1971. Cis-9,trans-12 tetradecadien-1-yl acetate in the female tobacco moth *Ephestia elutella* (Hübner) and

- evidence for an additional component of the sex pheromone. Life Sci. 10: 797-801.
- Brown, W. L. 1968. A hypothesis concerning the function of the metapleural glands in ants. Amer. Natur. 102: 188-191.
- Brown, W. L., Eisner, T., Whittaker, R. H. 1970. Allomones and kairomones: Transspecific chemical messengers. BioScience 20: 21-22.
- Buser, H.-R., Rauscher, S., Arn, H. 1974. Sex pheromone of *Lobesia botrana*: (E,Z)-7,9-dodecadienyl acetate in the female grape vine moth. Z. Naturforsch. C. 29: 781-783.
- Butenandt, A., Beckman, R., Stamm, D., Hecker, E. 1959. Über den Sexualstoffe des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. Z. Naturforsch., B: Anorg. Chem., Org. Chem., Biochem., Biophys., Biol. 14B: 283-284.
- Butlin, R. 1987. Speciation by reinforcement. Trends in Ecology & Evolution, 2: 8-13.
- Campion D. G., Critchley, B. R., McVeigh, L. J. 1989. Mating disruption pp 89-119. In: Jutsum, A. R., Gordon R. F. S. (eds.) Insect Pheromones in plant protection. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore pp. 369.
- Cardé, R. T., Minks, A. K. (Eds.) 1997. Insect Pheromone Research. New Directions. Chapman & Hall, New York, Albany, Bonn, Boston, Cincinnati, Detroit, London, Madrid, Melbourne, Mexico City, Pacific Grove, Paris, San Francisco, Singapore, Tokyo, Toronto, Washington. pp. 684.
- Csóka, Gy. 1997. Increased insect damage in Hungarian forests under drought impact. Biologia 52: 159-162.
- Csóka, Gy. 2003. Levélaknák és levélaknázók. Erdészeti Tudományos Intézet / Agroinform Kiadó, Budapest, pp. 192.
- Czencz, K., Bürgés, Gy. 1996. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic 1986, Lep., Lithocolletidae). Növényvédelem, 32: 437-444.
- Deschka, G., Dimic, N. 1986. *Cameraria ohridella* sp. n. (Lep., Lithocolletidae) aus Mazedonien, Jugoslawien. Acta entomol. Jugoslavica., 22: 11-23.
- Dethier, V. G., Brown, L. B., Smith, C. N. 1960. The designation of chemicals in terms of responses they elicit from insect. J. econ. Ent. 53: 134-136.
- Domingue, M. J., Musto, C. J., Linn, C. E., Roelofs, W. L., Baker, T. C. 2007. Evidence of olfactory antagonistic imposition as a facilitator of evolutionary shifts in pheromone blend usage in *Ostrinia* spp. (Lepidoptera : Crambidae) Journal of Insect Physiology 53: 488-496.
- Duckworth, D. W., Eichlin, T. D. 1974. Clearwing moth of Australia and New Zealand (Lepidoptera: Sesiidae). Smithsonian Institution Press, City of Washington, pp. 56.
- El-Sayed, A. M. 2011. The Pherobase: Database of Pheromones and Semiochemicals. <<http://www.pherobase.com>> © 2003-2011 The Pherobase.
- Esbjerg, P. 1978. The influence of diurnal time and weather on sex trap catches of the turnip moth (*Agrotis segetum* Schiff.) (Lep., Noctuidae). Journal of Applied Entomology 103: 177-184.

- Esbjerg, P., Sigsgaard, L. 2014. Phenology and pest status of *Agrotis segetum* in a changing climate. *Crop Protection*, 62: 64-71.
- Escherich, K. 1931. Die Forstinsekten Mitteleuropas. Tom. 3. Paul Parey, Berlin pp. 825.
- Fabre, J-H 1900. (?): Le Grand-Paon. (*Saturnia pyri* Schiff.). Souvenirs entomologiques, Septième Serie, chapitre 23, Paris
- Fabre, J-H, 1900. (?): Le Minime a Bande. (*Lasiocampa quercus* L.). Souvenirs entomologiques, Septième Serie, chapitre 24, Paris
- Farag, A.I., Tóth, M., Szűcs, G. 1985. Studies of factors reducing efficiency of sticky sex pheromone traps for the turnip moth, *Agrotis segetum* Schiff. (Lepidoptera: Noctuidae). *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.* 20: 337-340.
- Fónagy, A., Ohnishi, A., Esumi, Y., Suzuki, Y., Matsumoto, S., 2005. Further studies of lipid droplets in the bombykol-producing pheromone gland of *Bombyx mori*. *Trends in Comparative Endocrinology and Neurobiology*. pp. 310-314, In, Vaudry, H., Roubos, E., Schoofs, L., Fiik, G., Larhammar, D. (Eds.) *Annals of the New York Academy of Sciences*, Book Series: 1040.
- Francke, W., Franke, S., Bergmann, J., Tolasch, T., Subchev, M., Mircheva, A., Toshova, T., Svatos, A., Kalinova, B., Kárpáti, Zs., Szűcs, G., Tóth, M. 2002. Female sex pheromone of *Cameraria ohridella* Desch. And Dim. (Lepidoptera: Gracillariidae): Structure confirmation, synthesis and biological activity of (8E, 10, Z)-8,10-tetradecadienal and some analogues. *Z. Naturforsch.* 57c: 739-752.
- Glendenning, R. 1924. The satin moth in British Columbia. *Canad. Dept. Agric. Pamph. No. 50, New Series*, 3-15.
- Gozmány, L. 1965. *Microlepidoptera I. – Molylepkék I. Fauna Hungariae – Magyarország Állatvilága*, Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 214.
- Göller, S., Szűcs, G., Francke, W., Schulz, S. 2007. Biosynthesis of (3Z,6Z,9Z)-3,6,9-Octadecatriene: The main component of the pheromone blend of *Erannis bajaria*. *J. chem. Ecol.*, 33: 1505-1509.
- Grant, G. G., Brady, U. E. 1975. Courtship behavior of phycitid moths. I. Comparison of *Plodia interpunctella* and *Cadra cautella* and role of male scent glands. *Canadian Journal of Zoology*, 53: 813-826.
- Grassi, A., Zini, M., Forno, F. 2002. Mating disruption field trials to control the current clearwing moth, *Synanthedon tipuliformis*: a three year study. *IOBC wprs Bulletin* 25: 1-9.
- Greenfield, M. D., Karandinos, M. G. 1979. Resource partitioning of the sexual communication channel in clearwing moths (Lepidoptera: Sesiidae) of Wisconsin. *Ecological Monographs* 49: 403-426.
- Gries, R., Holden, D., Gries, G., Wimalaratne, P. D. C., Slessor, K. N., Sanders C. 1997. 3Z-cis-6,7-cis-9,10-Di-epoxy-heneicosene: Novel class of Lepidopteran pheromone. *Naturwissenschaften* 84: 219-221.
- Groot, A. T., Marr, M., Schofl, G., Lorenz, S., Svatos, A., Heckel, D. G. 2008. Host strain specific sex pheromone variation in *Spodoptera frugiperda*. *Frontiers in Zoology*, 5.
- Groot, A. T., Estock, M. L., Horovitz, J. L., Hamilton, J. Santangelo, R. G. Schal, C., Gould, F. 2009a. QTL analysis of sex pheromone blend differences between two closely related moths: Insights into

- divergence in biosynthetic pathways. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 39: 568-577.
- Groot, A. T., Inglis, O., Bowdridge, S., Santangelo, R.G., Blanco, C., Lopez, J. D., Vargas, A. T., Gould, F., Schal, C. 2009b. Geographic and temporal variation in moth chemical communication. *Evolution* 63: 1987-2003.
- Grúsz F. 1912. A lepkék illatszervei. *Állattani Közlemények* 11: 26-67.
- Győrfi, J. 1957. *Erdészeti Rovartan*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 670
- Hansson, B. S. (ed.) 1999. *Insect Olfaction*. Springer. Berlin, Heidelberg, New York, Barcelona, Hong Kong, London, Milan, Singapore, Tokyo. pp. 457.
- Hansson, B.S., Szöcs, G., Schmidt, F., Francke, W., Löfstedt, C., Tóth, M. 1990. Electrophysiological and chemical analysis of sex pheromone communication system of the mottled umber, *Erannis defoliaria* (Lepidoptera: Geometridae). *J. Chem. Ecol* 16: 1887-1897.
- Hardy, R. J. 1996. The role of pheromones and an insect growth regulant in the management of *Synanthedon tipuliformis* (Clerk) (Lepidoptera: Aegeriidae). 20th International Congress of Entomology, Firenze, Italy, Proceedings 15-189, p. 496.
- Hirka, A. (szerk.) 2007. A 2008. évi biotikus és abiotikus erdőgazdasági károk, valamint a 2009-ben várható károsítások. Agroinform Kiadó, Budapest, pp. 128
- Holden, D. G. 2000. Sex pheromone components of satin moth, *Leucoma salicis* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae). Master Thesis, Simon Fraser University, Burnaby, B. C., Canada
- Hoszbajar, B., Szöcs, G. 1998. Szűz nőtényes csapdák vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic) (Lepidoptera, Lithocolletidae) fogásának napszaki ritmusa. *Növényvédelem* 34: 491-494.
- Jacobson, M. 1965. *Insect Sex Attractants*. InterScience Publ., New York, London, Sydney
- James, D. G., Cossé, A., Wright, L. C. Perez, J. 2001. Pheromone trapping of *Synanthedon tipuliformis* (Lepidoptera: Sesiidae) in Washington Red Currants. *Environ. Entomol.* 30: 663-666.
- Jermý, T. 1978. Perspectives of practical application of insect hormones and pheromones. *Kémiai Közlemények*, 50: 209-214.
- Jordan, T. 1995. Life-history and parasitoid community of the oak-leaf-mining moth *Tischeria ekebladella* (Bjerkander, 1795) (Lep, Tischeriidae) in Northern Germany. *J. Appl. Entomol.* 119: 447-454.
- Kamata, N., Tuda, M., Naka, H., Mori, K., Molnár, B., Szöcs, G. 2007. *Leucoma candida* males attracted to the same stereoisomer of leucomalure in Japan, as *L. salicis* in Hungary. 23rd ISCE Annual Meeting, Book of Abstracts, p. 237.
- Karlson, P., Lüscher, M. 1959. Pheromones: a new term for a class of biologically active substances. *Nature (London)* 183: 55-56.
- Kárpáti, Zs., Molnár, B. Szöcs, G. 2007. Pheromone titer and mating frequency of E- and Z-strains of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: Fluctuation during scotophase and age dependence. *Acta phytopathol. Entomol. Hung.* 42: 331-341.
- Kárpáti, Zs., Dekker, T., Hansson, B. S. 2008. Reversed functional topology

- in the antennal lobe of the male European corn borer. The Journal of Experimental Biology 211: 2841-2848.
- Kerényiné Nemestóthy, K. 1997. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic 1986) kártétele a főváros közterületein. Növényvédelem, 33: 19-22.
- Kim, K. S., Bagley, M. J., Coates, B. S., Hellmich, R. L., Sappington, T. W. 2009. Spatial and temporal genetic analyses show high gene flow among European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) populations across the Central US Corn Belt. Environmental Entomology 38: 1312-1323.
- Klun, J. A., Huettel, M. D. 1988. Genetic-regulation of sex-pheromone production and response - interaction of sympatric pheromonal types of European corn-borer, *Ostrinia-nubilalis* (Lepidoptera, Pyralidae). J. chem. Ecol., 14: 2047-2061.
- Klun, J. A. 1979. Genetic-basis of an insect chemical communication-system - European corn-borer Lepidoptera, Pyralidae. Environ. Entomol., 8: 423.
- Kozlov M. V., Ivanos, V. D., Rasnitsyn, A. P. 2002. Order Lepidoptera Linné, 1758. The Butterflies and moths (=Papilionida Laichartig, 1781). p. 220-227. In: Rasnitsyn A. P., Quicke, D. L. J. (eds.), History of Insects. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, pp. 517.
- Kozlov, M. V., Zhu, J. W., Philipp, P., Francke, W., Zvereva, E., Hanson, B. S., Löfstedt, C. 1996. Pheromone specificity in *Eriocrania semipurpurella* (Stephens) and *E. sangii* (Wood) (Lepidoptera: Eriocraniidae) based on chirality of semiochemicals. J. chem. Ecol., 22: 431-454.
- Kristensen, N. P., Scoble, M. J., Karsholt, O. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. Zootaxa 1668: 699-747.
- Krumm, J. T., Hunt, T. E., Skoda, S. R., Hein, G. L., Lee, D.J., Clark, P.L., Foster, J. E. 2008. Genetic variability of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*, suggests gene flow between populations in the Midwestern United States. Journal of Insect Science 8: 72.
- Kumata, T. 1993. A contribution to the knowledge of the Malaysian Lithocolletinae (Gracillariidae, Lepidoptera), with a revision of Indian *Cameraria* associated with Leguminosae. Insecta Matsumurana New Series 48: 1-85.
- Kumata, T. 1995. Some species of the subfamily Lithocolletinae (Gracillariidae, Lepidoptera) collected in the Philippines. Insecta Matsumurana New Series 52: 105-131.
- Kydonieus, A. F., Beroza, M. 1982. Insect Supression with Controlled Release Pheromone Systems. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. Vol 1. pp. 274, Vol. 2. pp. 312.
- Lassance. J-M., Löfstedt, C. 2009. Concerted evolution of male and female display traits in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. BMC Biology, 7 (10)
- Law, J. H. Regnier, F. E. 1971. Pheromones: Ann. Rev. Biochem. 40: 533-548.

- Leniaud, L., Audiot, P., Bourguet, D., Frerot, B., Genestier, G., Lee, S. F., Malausa, T., Le Pallec, A. H., Souqual, M. C., Ponsard, S. 2006. Genetic structure of European and Mediterranean maize borer populations on several wild and cultivated host plants. *Entomologia experimentalis et applicata*, 120: 51-62.
- Lima, E., McNeil, J. 2009. Female sex pheromones in the host races and hybrids of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology*, 19: 29-36.
- Löfstedt, C. 1984. Sex pheromone communication in the turnip moth *Agrotis segetum*. PhD Dissertation, University of Lund, Lund, pp. 101.
- Löfstedt, C. 1991. Evolution of moth pheromones. Proc. Conf. Insect Chem. Ecol., Tábor, 1990, p. 57-73. Acad. Prague and SPB Acad. Publ. The Hague.
- Löfstedt, C. 1993. Moth pheromone genetics and evolution. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B - Biological Sciences, 340: 167-177.
- Löfstedt, C., Kozlov M. 1997. A phylogenetic analysis of pheromone communication in primitive moths. In: Cardé, R. T., and Minks, A. K., (eds.). Insect pheromone research, new directions. New York: Chapman & Hall. p 473-489.
- Löfstedt, C., Hansson, B. S., Petersson, E., Valeur, P., Richards, A. 1994. Pheromonal secretions from glands on the 5th abdominal sternite of Hydropsychid and Rhyacophilid caddisflies (Trichoptera). *J. chem. Ecol.*, 20: 153-170.
- Löfstedt, C., Hansson, B. S., Roelofs, W. L., Bengtsson, B. O. 1989. No linkage between genes controlling female pheromone production and male pheromone response in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Pyralidae). *Genetics* 123: 553-556.
- Löfstedt, C., Herrebout, W. M., Menken, S. B. J. 1991. Sex pheromones and their potential role in the evolution of reproductive isolation in small ermine moths (Yponomeutidae). *Chemoecology*, 2: 20-28.
- Maini, S. 1973. Preliminary tests with synthetic sex attractants of the European corn borer. *Inf. Fitopatol.* 9: 11-14.
- Malausa, T., Bethenod, M. T., Bontemps, A., Bourguet, D., Cornuet, J. M., Ponsard, S. 2005. Assortative mating in sympatric host races of the European corn borer. *Science*, 308: 258-260.
- Mayer M. S., McLaughlin, J. R. 1991. Handbook of Insect Pheromones and Sex Attractants. CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, Boston, pp. 1083.
- McLaine, L. S., Glendenning D. 1929. The spread and distribution of the satin moth in British Columbia. 60th Ann. Rep. Entom. Soc. Ontario 70-73.
- Meijer, G.M., Ritter, F.J., Persoons, C.J., Minks, A.K., and Voerman, S. 1972. Sex pheromone of summer fruit tortrix moth *Adoxophyes orana*: two synergistic isomers. *Science*. 175: 1469-1470.
- Mészáros, Z. 1993a. Család: Üvegszárnyú lepkék – Aegeriidae. pp 138-151. In Jermy T., Balázs K. (szerk.) A Növényvédelmi Állattan Kézikönyve. 4/a Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 447.

- Mészáros, Z. 1993b. Család: Gyapjaslepkék – Lymantriidae. pp 677-693. In Jermy T., Balázs K. (szerk.) A Növényvédelmi Állattan Kézikönyve. 4/b Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 447.
- Mikkola, K. 2008. The lock-and-key mechanisms of the internal genitalia of the Noctuidae (Lepidoptera): How are they selected for? European Journal of Entomology 105: 13-25.
- Millar, J. G. 2000. Polyene hydrocarbons and epoxides: A second major class of lepidopteran szex attractant pheromones. Ann. Rev. Entomol., 45: 575-604.
- Miller, J. R., Roelofs, W. L. 1978. Sustained-flight tunnel for measuring insect responses to wind-borne sex pheromones. J. Chem. Ecol., 4: 187-198.
- Minks, A. K., Roelofs, W. L., Ritter, F. J., Persoon, C. J. 1973. Reproductive isolation of two tortricid moth species by different ratios of a two-component sex attractant. Science 180: 1073-1074.
- Molnár, B. P., Tröger, A., Toshova, Th. B., Subchev, M., van Nieuwerkerken, E. J., Sjaak-Koster, J. C., Szűcs, G., Tóth, M., Francke, W. 2012. Identification of the females-produced sex pheromone of *Tischeria ekebladella*, an oak leafmining moth. J. chem. Ecol., 38: 1298-1305.
- Nagy, B. 1970. Rearing of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) on a simplified artificial diet. Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung. 2: 73-79.
- Nordlund, D. A., Lewis, W. J. 1976. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. J. chem. Ecol., 2: 211-220.
- Novák, L., Tóth, M., Balla, J. Szántay, Cs. 1979. Sex pheromone of the cabbage armyworm, *Mamestra brassicae*: Isolation, identification and stereocontrolled synthesis. Acta Chimica Acad. Sci. Hung. 102: 135-140.
- Olsson, B. S., Hansson, B. S. 2013. Electroantennogram and Single Sensillum Recording in Insect Antennae p. 157-177; In: Kazushige Touhara (ed.), Pheromone Signaling: Methods and Protocols, Methods in Molecular Biology, vol. 1068, DOI 10.1007/978-1-62703-619-1_11, Springer Science+Business Media, LLC 2013
- Opler, P. A., Davis, D. R. 1981. The leafmining moths of the genus *Cameraria* associated with Fagaceae in California (Lepidoptera: Gracillariidae). Smithsonian Contributions to Zoology 333: 1-58.
- Pasley, D. P., Hammond, A. M., Hardy, T. N. 1992. Reproductive isolating mechanisms in fall armyworm host strains (Lepidoptera: Noctuidae). Ann. Entomol. Soc. Amer., 85: 400-405.
- Pelozuelo, L., Malosse, C., Genestier, G., Guenego, H., Frerot, B. 2004. Host-plant specialization in pheromone strains of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* in France. J. chem. Ecol., 30: 335-352.
- Pitman, G. B., Vité, J. P. 1971. Predator-prey response to western pine beetle attractants. J. econ. Ent., 64: 402-404.
- Priesner, E. 1979. Progress in the analysis of pheromone receptor systems. Ann. Zool. Ecol. Anim., 11:533-546.
- Raina, A. K., Klun, J. A. 1984. Brain factor control of sex-pheromone production in the female corn-earworm moth. Science 225: 531-533.

- Raina, A. K., Menn, J., 1987. Endocrine regulation of pheromone production in Lepidoptera. pp. 159-174. In: Insect Biochemistry. Academic Press Inc..
- Raina, A. K., Jappe, H., Kempe, G. T., Keim, P., Blacher, R. W., Fales, H. M., Riley, C. T., Klun, J. A., Rigdway, R. L., Haynes, D. K. 1989. Identification of a neuropeptide hormone that regulates sex pheromone production in female moths. *Science*, 244: 796-798.
- Reichart, G. 1993. Nagy téliaraszoló (*Erannis defoliaria* Clerk). pp 558-565. In Jermy T., Balázs K. (szerk.) A Növényvédelmi Állattan Kézikönyve. 4/a Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 447.
- Renou, M. 1989. Specificité des réponses antennaires aux isomères Z et E de l'acétoxy-1, tétradécène 11 chez les Archipini (Lepidoptera, Tortricidae). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. III*. 309: 59-62.
- Renou, M., Lalanne-Cassou, B., Le Duchat d'Aubigny, J. 1986. Étude électroantennographique de la sensibilité antennaire des mâles de 61 espèces de Noctuidae de Guadeloupe (Lepidoptera). *Annls. Soc. Ent. Fr. (N.S.)* 22: 339-352.
- Renou, M., Lalanne-Cassou, B., Doré, J-Ch., Milat, M-L. 1988a. Electroantennographic analysis of sex pheromone specificity in neotropical Catocaline (Lepidoptera: Noctidae): A multivariate approach. *J. Insect Physiol.*, 34: 481-488.
- Renou, M., Lalanne-Cassou, B., Michelot, D., Grodon, G., Doré, J-Ch. 1988b. Multivariate analysis of the correlation between Noctuidae subfamilies and the chemical structure of their sex pheromones or male attractants. *J. chem. Ecol.*, 14: 1187-1215.
- Ritter, F. J. 1979. General introduction and overview. p. 1-15. In: Ritter, F. J. (ed.), *Chemical ecology: Odour communication in animals*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, New York, Oxford, pp. 427.
- Roelofs, W. L., 1977. The scope and limitations of the electroantennogram technique in identifying pheromone components. p. 147-166; in McFarlane, N. R. (ed.), *Crop Protection Agents – Their Biological Evaluation*. London, New York, San Francisco, Academic Press, pp. 638.
- Roelofs, W. L. 1978. Threshold hypothesis for pheromone perception. *J. chem. Ecol.*, 4: 685-699.
- Roelofs, W. L. 1983. Pheromone biosynthesis in the Lepidoptera. Abstracts of papers of the American Chemical Society, 186: 6.
- Roelofs, W. L., Bjostad, L. 1984. Biosynthesis of Lepidopteran Pheromones. *BioOrganic Chemistry* 12: 279-298.
- Roelofs, W. L., Cardé, R. T. 1974. Sex pheromones in the reproductive isolation of lepidopterous species. pp. 96-114. In: Birch, M. C. (ed.), *Pheromones*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, London, American Elsevier Publishing Company, Inc., New York. pp. 495.
- Roelofs, W. L., Comeau, A. 1971a. Sex attractants in Lepidoptera. pp. 91-114, In: Tahori, A. (ed.), *Chemical Releasers in Insects*. 3. Gordon and Breach, New York.

- Roelofs, W. L., Comeau, A. 1971b. Sex attractants in Lepidoptera. Proc. 2nd Internatl. Congr. of Pesticide Chem., IUPAC, Tel Aviv, Israel, pp. 91-114.
- Roelofs, W. L., Wolf, W. A. 1988. Pheromone biosynthesis in Lepidoptera. J. chem. Ecol., 14: 2019-2031.
- Roelofs, W.L., Comeau, A., Selle, R. 1969. Sex pheromone of the oriental fruit moth. Nature. 224: 723.
- Roelofs, W.L., Comeau, A., Hill, G.M. 1971. Sex attractant of the codling moth: characterization with electroantennogram technique. Science. 174: 297-299.
- Roelofs, W.L., Kochansky, J., Cardé, R., Arn, H., and Rauscher, S. 1973. Sex attractant of the grape vine moth, *Lobesia botrana*. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 46: 71-73.
- Roelofs, W. L., Hill, A. S., Linn, C. E., Meinwald, J., Jain, S. C., Herbert, H. J., Smith, R. F., 1982. Sex pheromone of the winter moth, a geometrid with unusual low temperature precopulatory responses. Science 217: 657-659.
- Roelofs, W. L., Glover, T., Thang, X. H., Sreng, I., Robbins, P., Eckenrode, C., Löfstedt, C., Hansson, B. S., Bengtsson, B. O. 1987. Sex-pheromone production and perception in European corn-borer moths is determined by both autosomal and sex-linked genes. Proc. Natl. Acad. Sci. Amer. 84: 7585-7589.
- Rumbo, E. R. 1981. An inexpensive electroantennogram amplifier, storage and display unit. CSIRO Div. Ent. Rep. No. 22: 1-19.
- Seprős, I. 1967. Néhány kártevő Tortricida (gyümölcsmoly) ivari elkülönítése a bábok alapján. Növényvédelem 3: 283-288.
- Sheck, A. L., Groot, A. T., Ward, C. M., Gemenio, C., Wang, J., Brownie, C., Schal, C., Gould, F. 2006. Genetics of sex pheromone blend differences between *Heliothis virescens* and *Heliothis subflexa*: a chromosome mapping approach. Journal of Evolutionary Biology 19: 600-617.
- Shorey, H. H. 1977. Interaction of insects with their chemical environment. pp 1-5. In: Shorey, H. H., McKelvey, J. J. Jr. (eds.), Chemical Control of Insect Behavior. Theory and Application. John Wiley & Sons, New York, London, Sydney, Toronto, pp. 414
- Shorey, H. H., McKelvey, J. J. Jr. (eds) 1977. Chemical Control of Insect Behavior. Theory and Application. John Wiley & Sons, New York, London, Sydney, Toronto, pp. 414.
- Skuhravy, V., Hrubik, P., Skuhrava, M., Pozgaj, J. 1998. Occurrence of insects associated with nine *Quercus* species (Fagaceae) in cultured plantations in southern Slovakia during 1987-1992. J. Appl. Entomol. 122: 149-155.
- Steck, W. F., Bailey, B. K., Chisholm, M. D., Underhill, E. W. 1979. 1,2-dianilinoethane, a constituent of some red rubber septa which reacts with aldehyde components of insect sex attractants and pheromones. Environ. Entomol., 8: 732-733.
- Subchev, M., Tzolova, E., Szöcs, G., Tóth, M. 1993. Monitoring the currant borer, *Synanthedon tipuliformis* Cl. (Lepidoptera: Sesiidae) by pheromone traps in Bulgaria. Acta Phytopath. Entomol. Hung. 28: 435-440.

- Suckling, D. M, Gibb, A. R, Burnip, G. M, Snelling, C., de Ruiter, J., Langford, G., El-Sayed, A. M. 2005. Optimization of pheromone lure and trap characteristics for currant clearwing, *Synanthedon tipuliformis*. J. Chem. Ecol., 31: 396-406.
- Szabóky, Cs. 1994. A *Cameraria ohridella* (Deschka et Dimic 1986) előfordulása Magyarországon. Növényvédelem, 30: 529-530.
- Szabóky, Cs., Leskó, K. 1999. Lepidoptera – Lepkék. pp- 307-411. In: Tóth, J. (szerk.), Erdészeti Rovartan. Agroinform Kiadó, Budapest, pp. 480.
- Szalay-Marzsó, L., Halmágyi, L., Fodor, S. 1981. Microbial control experiment against *Stilpnotia salicis* L, pest of poplar stands in Northwest Hungary. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 16: 189-197.
- Szentesi, Á., Tóth, M., Dobrovolszky, A. 1975. Evidence and preliminary investigations on a male aphrodisiac and a female sex pheromone in *Mamestra brassicae* L. Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung. 10: 425-429.
- Szöcs, G. 1976. A kis téliaraszoló (*Operphthera brumata* L.) életmódja. Állattani Közlemények 63: 237-238.
- Szöcs, J. 1977. Lepidoptera-aknák és gubacsok. Hyponomia et cecidia Lepidopterorum. Magyarország Állatvilága – Fauna Hungariae XVI. kötet 16. füzet. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 415
- Szöcs, G. 1982. Néhány magyarországi lepkefaj szex-attraktánsának meghatározása szabadföldi csapdázással. Egyetemi Doktori Értekezés, ELTE, Budapest, pp. 74.
- Szöcs, G. 1990. Lepkék polién és oktadekadienil típusú ivari csalogatóanyagainak meghatározása és ezek kemotaxonómiai vonatkozásainak problémái. Kandidátusi Értekezés, Budapest, pp. 72.
- Szöcs, G. 2014. When to spray? Examples on incorporation of time-series of pheromone trap captures into plant protection technology. IOBC-WPRS Bull. 99: 123-128.
- Szöcs, G., Tóth, M. 1978. Evidence and extraction of a female sex pheromone from the winter moth *Operophtera brumata* (L.). Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung. 13: 213-217.
- Szöcs, G., Tóth, M. 1990. Kétkomponensű szex-attraktáns készítmény kidolgozása ribizszkeszítkár csapdázására, és hatásvizsgálata kilenc európai országban. Növényvédelem, 26: 219.
- Szöcs, G., Ujváry, I. 2006. (8E,10Z)-8,10-Dodekadienal: a vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella*) (Lepidoptera: Gracillariidae) új szexattraktánsa, és feromon-szinergistája – újabb távlatok. Növényvédelmi Tudományos Napok 52: 12.
- Szöcs, G., Schwarz, M., Sziráki, Gy., Tóth, M., Klun, J. A., Leonhardt, B. A. 1985. Sex pheromone of the female currant borer, *Synanthedon tipuliformis*: identification and field evaluation. Ent. exp. appl. 39: 131-133.
- Szöcs, G., Miller, L. A., Thomas, W., Vickers, R. A., Rothschild, G. H. L., Schwarz, M. Tóth, M. 1990. Compounds modifying male responsiveness to main female sex pheromone component of the currant borer, *Synanthedon tipuliformis* Clerck (Lepidoptera: Sesiidae) under field conditions. J. Chem. Ecol. 16: 1289-1305.

- Szócs, G., Búda, V., Charmillot, P., Esbjerg, P., Freier, B., Gottwald, R., Kovalev, B., Maini, S., Solomon, M. G., Sorum, O., Subchev, M., Tóth, M., Van, de, Veire, M. 1991. Field tests of (E,Z)-3,13-octadecadien-1-ol acetate: a sex attractant synergist for male currant borer, *Synanthedon tipuliformis*. Ent. exp. appl. 60: 283-288.
- Szócs, G., Tóth, M., Francke, W., Schmidt, F., Philipp, P., König, W. A., Mori, K., Hansson, B. S., Löfstedt, C. 1993. Species discrimination in five species of winter-flying geometrids (Lepidoptera) based on chirality of semiochemicals and flight season. J. Chem. Ecol. 19: 2721-2735.
- Szócs, G., Tóth, M., Francke, W., Franke, S., Plass, E. 1996. Homologous polyenic hydrocarbons in the sex pheromones of winter geometrids (Lepidoptera). International Society of Chemical Ecology, 13th Annual Meeting. Prague, Czech Republic, Book of Abstracts, p. 178.
- Szócs, G., Plass, E., Franke, S., Francke, W., Zhu, J., Löfstedt, C., Sanders, C., Ötvös, I., Subchev, M., Letchevea, I., Kárpáti, Zs., Tóth, M. 1998a. Homologous polyenes, or chiral epoxides: How are pheromones composed in winter geometrids (Lepidoptera)? 2nd International Symposium on Insect Pheromones, Wageningen, the Netherlands, Book of Abstracts, p. 131-132.
- Szócs, G., Henderson, D., McNeil, J. N. 1998b. Old World pheromone strain in the New World: sex attractant composition for the currant borer, *Synanthedon tipuliformis* Cl. (Lepidoptera: Sesiidae), in Canada. Can. Ent. 130: 231-234.
- Szócs, G., Tóth, M., Francke, W. 2002. Sex attractants for Lepidopterous species: Pure enantiomers or racemates of epoxydienes? International Society of Chemical Ecology, 19th Annual Meeting. Hamburg, Germany, Scientific Programme and Abstracts, p. 36.
- Szócs G., Kárpáti Zs., Nagy Z., Sebestyén Rné., Kerényiné-Nemestóthy K., Reiderné-Saly K., Ujváry I. 2003. Varsás feromoncsapda a vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella*) rajzás-menetének nyomkövetésére: mikor jobb, mint a ragacsos típusú? Növényvédelmi Tudományos Napok 49: 76.
- Szócs, G., Tóth, M., Kárpáti Zs., Zhu, J., Löfstedt, C., Plass, E., Francke, W. 2004. Identification of polienic hydrocarbons from the northern winter moth, *Operophtera fagata*, and development of a species-specific lure for pheromone traps. Chemoecology, 14: 53-85.
- Szócs, G., Kerényiné-Nemestóthy, K., Saly, K., Vályi, B., Hummel, E. 2004. Feromoncsapdás időzítés, biopeszticidés kezelés: A NeemAzal T/S hazai bemutatkozása a vadgesztenyelevél-aknázómoly ellen. Növényvédelmi Tudományos Napok 50: 59.
- Szócs, G., Tóth, M., Kenji, M. 2005. Absolute configuration of the major sex pheromone component of the satin moth, *Leucoma salicis*, verified by field trapping test in Hungary. Chemoecology, 15: 127-128.
- Szócs, G., Ötvös I. S., Schiller, A. J., Bergman, J., Francke W. 2006. *Cameraria gaultheriella* and *C. lobatiella* attracted in Canada to (E,Z)-8,10-tetradecadienal, the sex pheromone of the European *C. ohridella*. Canad. Entomol. 138: 263-268.
- Szócs, G., Balázs, K., Nagy, Z., Cs-Tóth, L., Nemestóthy, K., Demeter, T., Ujváry, I., Hummel, E. 2007. *Cameraria ohridella*: Do we know all

- about it? Alien Arthropods in south east Europe – crossroads of three continents. Book of Abstracts. Sofia, Bulgaria, p. 15-16.
- Szócs, G., Nagy, Z., Kerényiné-Nemestóthy, K., Demeter, T., Reiderné-Saly, K., Cs. Tóth, A. 2011. Hogyan időzítsük a vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella*) elleni vegyszeres védekezést a feromoncsapdák fogási adatai alapján? Növényvédelem, 47: 248-250.
- Szócs, G., Lakatos, A., Molnár, B. Ujváry, I. 2012. (8E,10Z)-8,10-Dodecadienal: a mimetic of sex pheromone of the horse chestnut leafminer, (*Cameraria ohridella*) (Lepidoptera: Gracillariidae), or a possible new minor component? International Society of Chemical Ecology, 28th Annual Meeting, Vilnius, Lithuania, Abstracts. p. 239.
- Tabata, J., Huang, Y., Ohno, S., Yoshiyasu, Y., Sugie, H., Tatsuki, S., Ishikawa, Y. 2008. Sex pheromone of *Ostrinia* sp newly found on the leopard plant *Farfugium japonicum*. Journal of Applied Entomology 132: 566-574.
- Thomas, W. P. 1992. Research into mating disruption of the currant clearwing, *Synanthodon tipuliformis* (Clerk) (Lepidoptera: Sesiidae) in New Zealand. 19th International Congress of Entomology, Beijing, China, Proceedings – Abstracts p. 203.
- Tisza, Gné. 1969. Szexuál-attraktáns csapdák alkalmazásával kapcsolatos tapasztalatok Veszprém megyében. Növényvédelem 5: 75-84.
- Tisza, Gné. 1970. Kártevő molylepkék rajzásának vizsgálata különböző módszerekkel. Növényvédelem, 6: 412-417.
- Tóth, M. 2003. A feromonok és gyakorlati alkalmazásuk. pp. 21-50. In: Jenser G. (szerk.), Integrált növényvédelem a kártevők ellen. Mezőgazda Kiadó, Budapest, pp. 197
- Tóth, M., Szócs, G., Francke, W., Schmidt, F., Philipp, P., Löfstedt, C., Hansson, B. S., Farag, A. 1994. Pheromonal production of and response to optically active epoxydienes in some geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae). Z. Naturforsch. 49c: 516-521.
- Tóth, M., Szócs, G., Nieuken, E.J., Philipp, P., Schmidt, F., Francke, W. 1995. Novel type of sex pheromone structure identified from *Stigmella malella* (Stainton) (Lepidoptera: Nepticulidae). J. Chem. Ecol. 21: 13-27.
- Tumlinson, J. H., Yonce, C. E., Doolittle, R. E., Heath, R. R., Gentry, C. R., Mitchell, E. R. 1974. Sex pheromones and reproductive isolation of the lesser peachtree borer and the peachtree borer. Science. 185: 614-616.
- Ujváry, I., Szócs, G., Tóth, M., Szarukán, I. 1993. A ribizszeszitkár fő szexferomon-komponensének szintézise és szabadföldi vizsgálata. Növényvédelem 29:117-123.
- Vályi, B., Reiderné-Saly, K., Szócs, G., Sebestyén, Rné, Kerényiné-Nemestóthy, K., Benedek, P. 2003a. A vadgesztenyelevél-aknázómoly (*Cameraria ohridella*) rajzásdinamikájának megfigyelése a bokrétafa (*Aesculus hippocastanum*) lombkoronájának különböző magasság szintjeibe elhelyezett feromoncsapdával. Növényvédelmi Tudományos Napok. 49: 80.
- Vályi, B., Saly, K., Kerényiné-Nemestóthy, K., Nagy, Z., Kárpáti Zs., Szócs, G. 2003b. Mikor rajzik a vadgesztenyelevél-aknázómoly?

- (Feromoncsapdázás Budapest több pontján. A Főváros Közterületeinek Növény- és Talajvédelme (11); Fővárosi Kertészeti Részvénytársaság, Budapest Főváros Főpolgármesteri Hivatal Környezetvédelmi Ügyosztálya, MAKEOSZ, Budapest
- Vang, V. L., Inomata, S. I., Kinjo, M., Komai, F. Ando. T. 2005. Sex pheromones of five olethreutine species (Lepidoptera: Tortricidae) associated with the seedlings and fruits of mangrove plants in the Ryukyu Islands, Japan: identificaton and field evaluation. J. chem. Ecol., 31: 859-878.
- Veszelka, A. 1975. Az üvegszárnyú ribiszkepille (*Synanthedon tipuliformis* Clerk) előrejelzése csalogató anyagokkal. Növényvédelem 11: 122-124.
- Voerman, S., Minks, A. K., Vanwetswinkel, G., Tumlinson, J. H. 1978. Attractivity of 3,13-octadecadien-1-ol acetates to the male clearwing moth *Synanthedon myopaeformis* (Borkhausen) (Lepidoptera, Sesiidae). Entomol. Exp. Appl. 23:301-304.
- Voerman, S., Persoons, C. J., Priesner, E. 1984. Sex attractant for currant clearwing moth, *Synanthedon tipuliformis* Clerk (Lepidoptera: Sesiidae). J. Chem. Ecol., 10: 1371-1376.
- Vojnits, A. 1973. An investigation of the vagility and dispersal of the codling moth (*Laspeyresia pomonella* L.) Folia Entomol. Hung. 26: 193-208.
- Vuts, J., Tóth, M. 2008. Elektroantennográfiás válasz-spektrumok: Mire jók és mire nem? Növényvédelem 44: 377-384.
- Wall, C. 1989. Evaluation and use of behavior-modifying chemicals. pp. 39-66. In: Jutson, A. R., Gordon, R. F. S. (eds.), Insect Pheromones in Plant Protection. John Wiley & Sons Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore, pp 369.
- Wang, H-L., Ming, Q. L., Zhao, Ch-H., Wang, C. Z. 2008. Genetic basis of sex pheromone blend difference between *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *Helicoverpa assulta* (Guenée) (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Insect Physiology 54: 813-817.
- Wang, H-L., Zhao, Ch-H., Szócs, G., Prabakar-Chinta, S., Schulz, S., Löfstedt, C. 2013. Biosynthesis and PBAN-regulated transport of pheromone polyenes in the winter moth, *Operophtera brumata*. J. Chem. Ecol., 39: 790-796.
- Weatherston, J., Roelofs, W., Comeau, A., Sanders, C. J. 1971. Studies of physiologically active arthropod secretions. X. Sex pheromone of the eastern spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). Can. Entomol. 103: 1741-1747.
- Whittaker, R. H., Feeny, P. P. 1971. Allelochemicals: chemical interactions between species. Science, 171: 757-770.
- Wilson, E. O. 1963. Pheromones. Sci. Amer. 208: 100-114.
- Witzgall, P., Lindblom, T., Bengtsson, M., Tóth, M. 2004. The Pherolist. www-pherolist.slu.se
- Witzgall, P., Stelinski, L., Gut, L., Thomson, D. 2008. Codling moth management and chemical ecology. Ann. Rev. Entomol. 53: 503-522.
- Witzgall, P., Kirsch, Ph., Cork, A. 2010. Sex pheromones and their impact on pest management. J. chem. Ecol., 36: 80-100.

- Yang, C. Y., Han, K. S., Boo, K. S. 2009. Sex pheromones and reproductive isolation of three species in genus *Adoxophyes*. J. chem. Ecol., 35: 342-348.
- Zhu, J., Kozlov, M., Philipp, P., Francke, W., Löfstedt, C. 1995. Identification of a novel moth sex pheromone in *Eriocrania cicatricella* (Zett.) (Lepidoptera: Eriocraniidae) and its phylogenetic implications. J. Chem. Ecol. 21: 29-43.
- Zhu, J. W., Zhao, C. H., Lu, F., Bengtsson, M., Löfstedt, C. 1996. Reductase specificity and the ratio regulation of E/Z isomers in Pheromone biosynthesis of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae). Insect Biochem. Molec. Biol., 26: 171-176.

12. RÖVIDÍTÉSEK

¹ A lepkéknél a szexferomont alkotó vegyületek rövidítése nemzetközileg többé-kevésbé egységes. Értekezésemben a Pherolist (lásd: Witzgall *et al.*, 2004; Arn *et al.*, 1986) rendszerét követem. Eszerint: E = transz-izomér, Z = cisz-izomér, R = R-enantiomér, S = S-enantiomér, az izomériát / enantiomért jelző betű után következő szám az adott szénatom száma, a „-” után következő szám pedig a szénlánc hosszát jelöli. Ac = acetát, Ald = aldehid, OH = alkohol, Ke = keton, epo = epoxid, Hy = szénhidrogén.

² Pheromone binding protein (PBP), odour binding protein (OBP).

³ Feromon bioszintézist serkentő neuropeptide (-neurohormon): „*pheromone biosynthesis-activating neuropeptide*“ (PBAN)

További rövidítések:

CLSA (closed-loop stripping analysis): zárt térben áramoltatott levegőből feromon visszafogására szolgáló berendezés

EAG (electroantennograph): elektroantennográf (EAG) / rovarok csápján illatanyagok által keletti ingerület mérésére szolgáló műszer

EAD (electroantennographic detector): más műszerhez, tipikusan gázkromatográfhoz illesztett EAG detektor.

FE (female equivalent): nőstény egyenértéknyi

FID (flame ionization detector): lángionizációs detektor

GC (gas chromatograph): gáz kromatográf

HP (Hewlett-Packard): gyártó- és márkanév, esetünkben gázkromatográf vonatkozásában

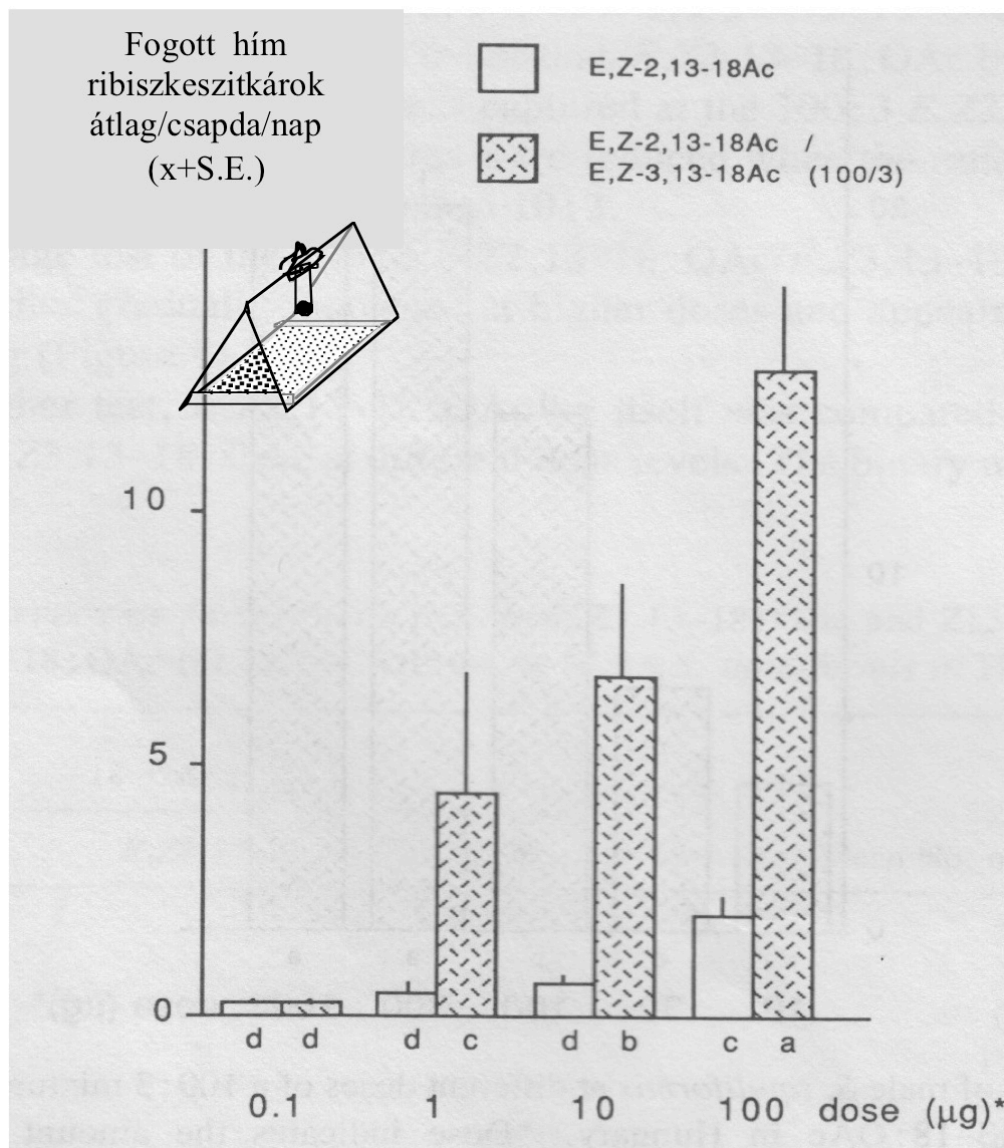
SSR (single sensillum recording): a csáp egy érzékszőréről illatanyag által keletti ingerület mérésére szolgáló műszer

13. ÁBRÁK JEGYZÉKE

1. ábra	A feromon főkomponensével, illetve kétkomponensű eleggyel csalétkezett csapdákbba fogott hím ribiszkészitkárók (<i>S. tipuliformis</i>)
2. ábra	A feromon főkomponensével, illetve E3,Z13-18Ac és Z3,Z13-18Ac különböző arányokban történő hozzáadásával képzett kétkomponensű eleggyel csalétkezett csapdákbba fogott hím ribiszkészitkárók (<i>S. tipuliformis</i>)
3. ábra	A feromon főkomponensével, illetve E3,Z13-18Ac hozzáadásával képzett kétkomponensű eleggyel csalétkezett csapdákbba fogott hím ribiszkészitkárók
4. ábra	A Z3,Z9-cisz-6,7ep-19Hy tiszta enantiomérjeivel, valamint racém eleggyel csalétkezett csapdák fogási eredményei
5. ábra	Öt téli araszoló faj elkülönülése a királis feromon főkomponens és a rajzási időszak szerint
6. ábra	Öt téli araszoló faj elkülönülése a királis feromon főkomponens és a rajzási időszak szerint (sematikus kiegészítő ábra az 5. ábrához)
7. ábra	A Z3,Z6,Z9-3,6,9-17Hy, Z3,Z6,Z9-3,6,9-19H, és Z3,Z6,Z9-3,6,9-21Hy 3,4-, 6,7- és 9,10-epoxidjai S,R és R,S enantiomérjeivel, valamint a racém eleggyekkel csalétkezett csapdák fogási eredményei
8. ábra	Enantiomerek, mint szex attraktánsok és attraktáns-inhibitorok szerepe néhány araszoló- és bagolylepke faj esetében
9. ábra	Nyárfá gyapjaslepke fogások a 3Z-cisz-6,7-cisz-9,10-diepoxi-21Hy négy sztereoizomérjével (számokkal jelölve)
10. ábra	A 3Z-cisz-6,7-cisz-9,10-diepoxi-21Hy négy sztereoizomérjének sematikus képlete, a kísérleteimben használt sorszámozással
11. ábra	A nyárfá gyapjaslepke Észak Amerikába történő behurcolásának útvonalai
12. ábra	<i>L. candida</i> (Japán) ill. <i>L. salicis</i> (Magyarország) fogások a 3Z-cisz-6,7-cisz-9,10-diepoxi-21Hy négy sztereoizomérjével (számokkal jelölve)
13. ábra	Homológ tri- ill. diénekből álló, két-komponensű szex attraktánsok <i>E. bajaria</i> és <i>T. rupicapraria</i> fogási eredmények
14. ábra	Az északi téliaraszoló (<i>O. fagata</i>) tojócső-kivonat egy nőstény egyenértéknyi résznek (1 female equivalent: 1 FE) vizsgálata szinkron működő rovarcsáp-detektoros gázkromatográffal (GC-EAD)
15. ábra	Az északi téliaraszoló (<i>O. fagata</i>) csapdázásos próbálkozás a 14. ábrán "1"-el (Z9-19Hy) és "2"-el (Z6Z9-19Hy) jelölt komponenssel és különböző arányú keverékeikkel
16. ábra	Az <i>O. fagata</i> csapdázásos kísérletben kipróbált vegyületek
17. ábra	Az <i>O. fagata</i> csapdázásos kísérlet a "3." csápválaszt adó komponens beazonosítására.
18. ábra	Az <i>O. fagata</i> csapdázásos kísérlet azzal a három komponenssel, amelyekre a hímek csápja válaszolt
19. ábra	Az <i>O. fagata</i> csapdázásos kísérlet, a tetraén ("3." komponens) optimális aránynak megvizsgálására

20. ábra	Az <i>O. fagata</i> csapdázásos kísérlet, a kétkomponensű szexferomon optimális dózisának megvizsgálására
21. ábra	Az <i>E. bajoria</i> feromon bioszintézisének általunk feltételezett útja, deutériummal jelölt prekursorokkal végzett <i>in vivo</i> kísérletek alapján
22. ábra	<i>A. Tischeria ekebladella</i> tölgyaknázó sörtésmoly feromon kivonatának GC-EAD elemzése
23. ábra	<i>A. Tischeria ekebladella</i> tölgyaknázó sörtésmoly szabadföldi csapdázásos kísérlet eredménye
24. ábra	A lepkék filogenetikai rendszere, Kristensen <i>et al.</i> , Zootaxa 1668: 699–747 (2007) szerint, azoknak a családoknak az általam történt megjelölésével, amelyeknél polién típusú szexferomonok fordulnak elő
25. ábra	<i>C. ohridella</i> hímek fogásának napszakos ritmusa, szűz nőstényekkel csalétkezett csapdákból
26. ábra	<i>C. ohridella</i> hímek fogása szexferomon kivonattal (“whole body wash”) csalétkezett csapdákból, oldószeres (<i>n</i> -pentán) kontrollhoz viszonyítva
27. ábra	<i>C. ohridella</i> szexferomon kivonat (“whole body wash” <i>n</i> -pentán) (injektálva 1 µl, azaz 2 FE) GC-EAD elemzése (1a és 1b), valamint összehasonlítása szintetikus standard sorozatok GC futásához
28. ábra	<i>C. ohridella</i> csapdafejlesztéshez feromonkibocsátók összehasonlítása (dózis – hatástartam vizsgálat)
29. ábra	<i>C. ohridella</i> populációk rajzásmenetének vizsgálata ragacsos (RAG), és nagy fogókapacitású varsás (VARL+) feromoncsapdákkal (Csalomon® MTA NKI) Budapest két, egymástól eltérő fertőzöttségű közterületén
30. ábra	A <i>C. ohridella</i> rajzásmenete 2002-ben, Budapest két pontján
31. ábra	A <i>C. ohridella</i> rajzásmenete 2003-ban, Budapest több pontján és Nagykövácsiban
32. ábra	A <i>C. ohridella</i> első (áttelelő bábokból kirajzó) lepkenemzedékének rajzásmenete a Margitszigeten (Budapest), 2003-ban (jobb oldali grafikon). A <i>C. ohridella</i> hernyónépességének (aknák számának) alakulása a szezon hátralevő részében (bal oldali grafikon)
33. ábra	A NeemAzal T/S botanikai peszticid (0,5%-os vizes oldat) hatása a <i>C. ohridella</i> fejlődésére.
34. ábra	Egy, a <i>C. ohridella</i> feromonjához hasonló szerkezetű (rövidebb láncú) vegyület, a E8Z10-12Ald szinergista hatásának vizsgálata szabadföldi csapdázással
35. ábra	Észak-Amerikában honos két <i>Cameraria</i> faj rajzásmenet vizsgálata <i>C. ohridella</i> feromoncsapdával

14. ÁBRÁK



1. ábra

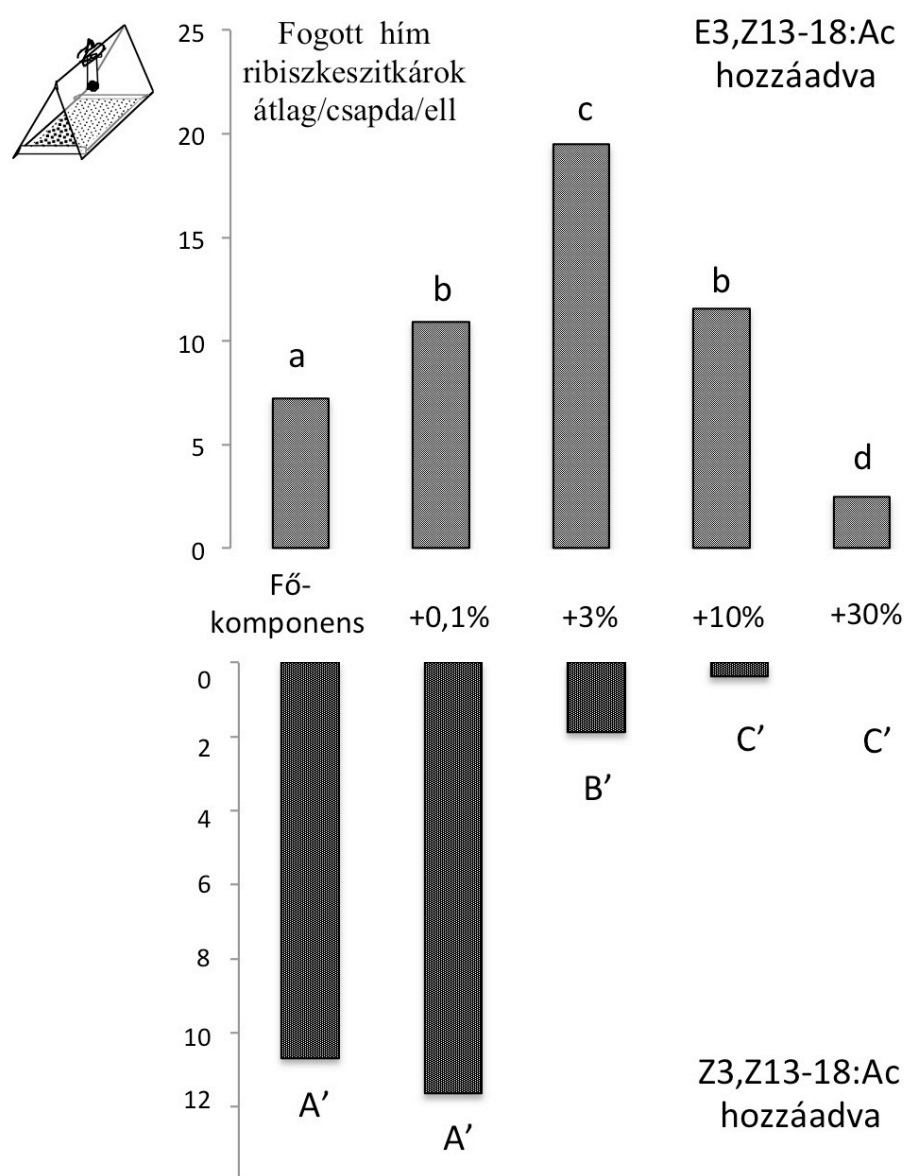
A feromon főkomponensével, illetve kétkomponensű eleggyel
csalétkezett csapdába fogott

hím ribiszkeszitékárók (*S. tipuliformis*)

A dózis a főkomponens dózisát jelöli.

Kemence, 1987. július 13-16.

. Az azonos betűvel jelölt átlagok nem különböznek egymástól szignifikánsa
(8 ismétlés) ($P=5\%$) (Duncan's NMRT) (Szócs *et al.*, 1990 nyomán)



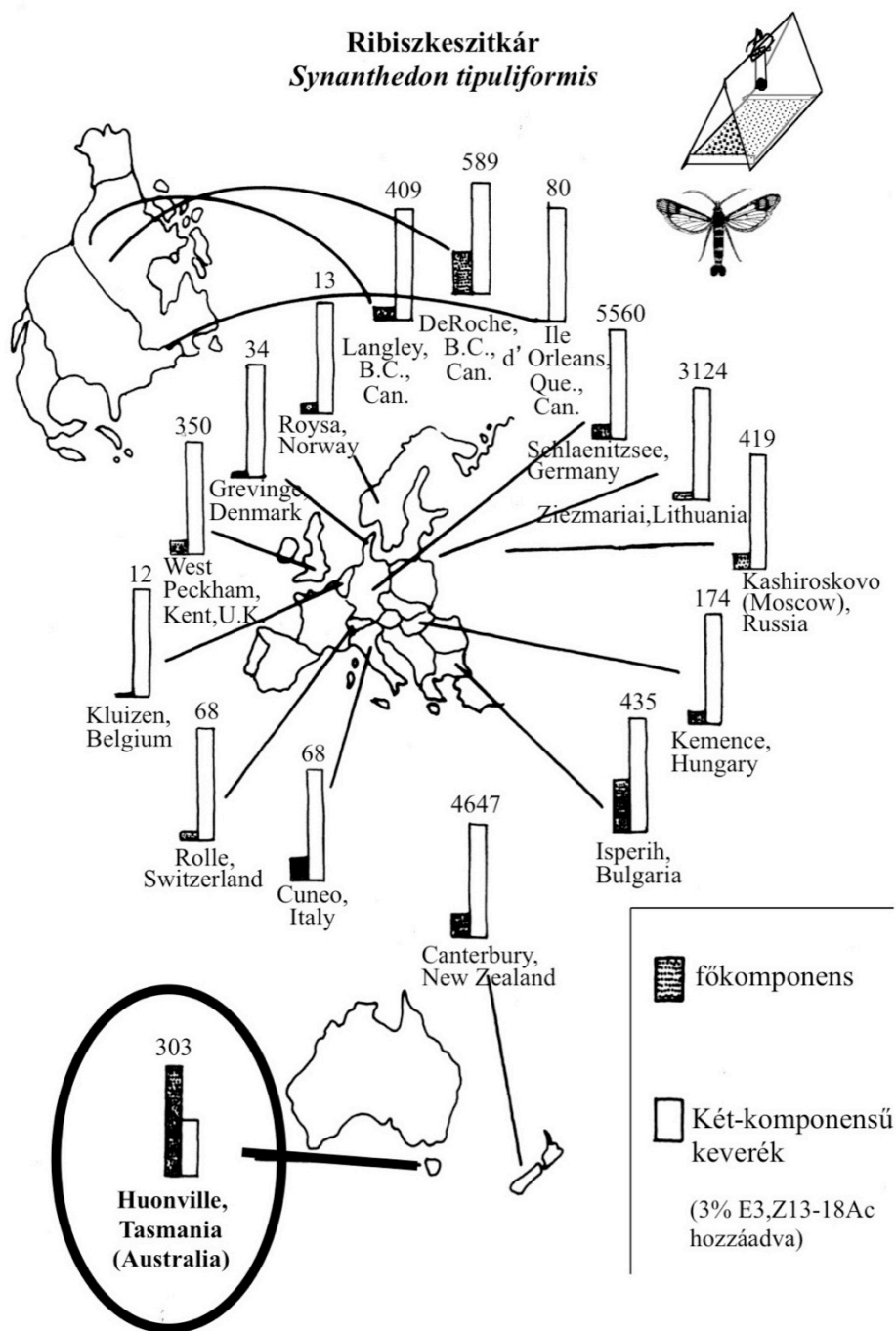
2. ábra

A feromon főkomponensével, illetve E3,Z13-18Ac és Z3,Z13-18Ac különböző arányokban történő hozzáadásával képzett kétkomponensű eleggyel csalétkezett csapdába fogott hím ribizszeszitkárók (*S. tipuliformis*)

Felül: Kemence, 1985. június 26- július 18. (10 ismételés)

Alul: Bernecebaráti, 1987. július 13-15. (8 ismételés)

. Az azonos betűvel jelölt átlagok nem különböznek egymástól szignifikánsa (P=5%) (Duncan's NMRT) (Szöcs *et al.*, 1990 adataiból)



3. ábra

A feromon főkomponensével, illetve E3,Z13-18Ac hozzáadásával képzett kétkomponensű eleggyel csalétkezett csapdákbba fogott hím ribizszeszitkárak (Szűcs *et al.*, 1990, Szűcs *et al.*, 1991 és Szűcs *et al.*, 1998 adataiból)

3. ábra (ábraszöveg folytatása)

Európa:

- Belgium, Kluizen, 1988. június 3-27, 3 ismételés, helyi együttműködő: M. van de Veire;
- Bulgária, Isperih, 1988. június 15-24, 6 ismételés, helyi együttműködő: M. Subchev;
- Dánia, Grevinge, 1988. július 4-18, 3 ismételés, helyi együttműködő: P. Esbjerg;
- Németország (NDK), Schlänitzsee, 1987. május 28-október 6, 4 ismételés, helyi együttműködő: R. Gottwald;
- Magyarország, Kemence, 1987. július 13-16, 8 ismételés, helyi együttműködő: én végeztem a csapdázást;
- Olaszország, Cuneo, 1987. július 16-augusztus 4, 1 ismételés, helyi együttműködő: S. Maini;
- Litvánia, Ziezmariai, 1988. július 5-11, 10 ismételés, helyi együttműködő: V. Búda;
- Norvégia, Roysa, 1989. június 10-augusztus 10, 3 ismételés, helyi együttműködő: O. Sorum;
- Oroszország (SZU), Kashiroskovo (Moszkva), 1988. június 15 - augusztus 11, 5 ismételés, helyi együttműködő: B. Kovalev;
- Svájc, Rolle, 1989. június 6-27, 1 ismételés, helyi együttműködő: P. Charmillot;
- Egyesült Királyság, West Peckham, 1989. május 22 – június 14, 3 ismételés, helyi együttműködő: M. G. Solomon;

Ausztrália:

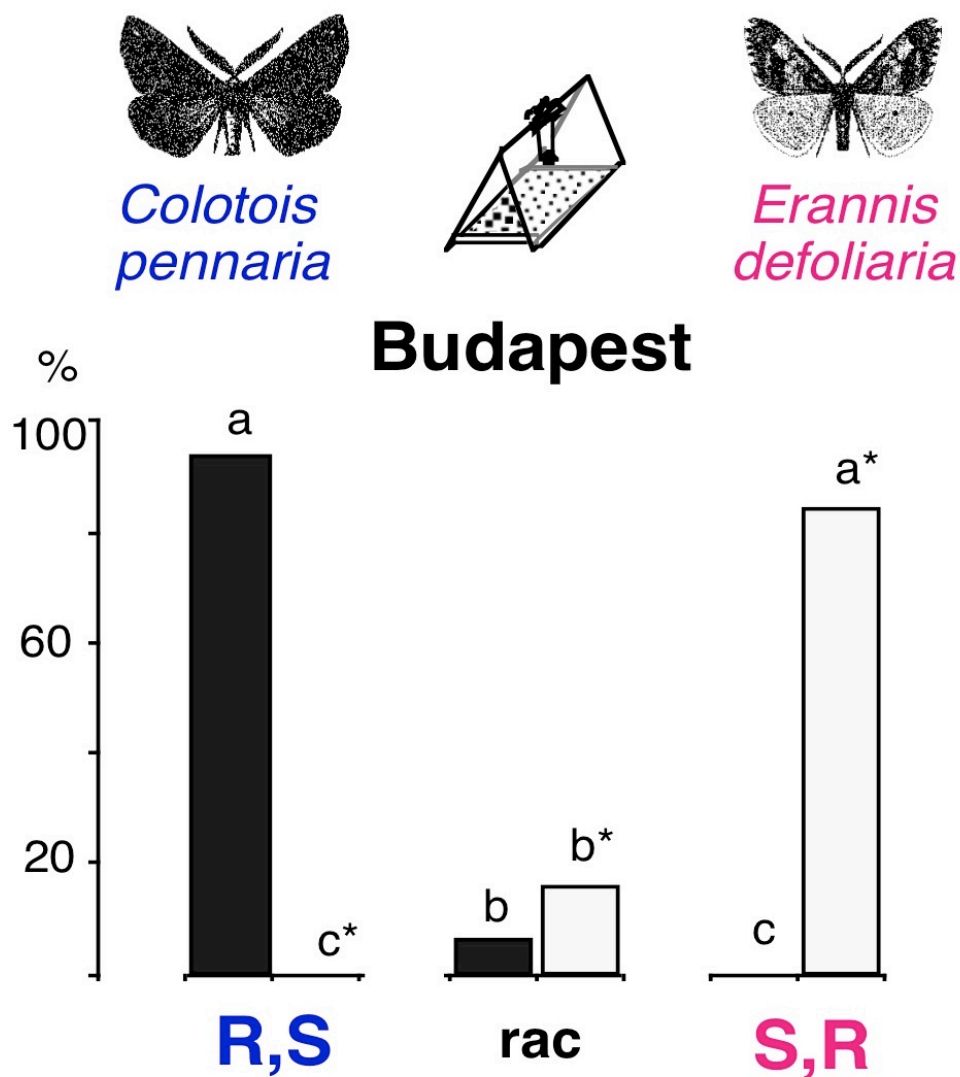
- Tasmania, Huonville, 1986. január 15 – március 23, 5 ismételés; helyi együttműködő: G. H. L. Rothschild

Új Zéland:

- Canterbury, 1985. december 13 – 1986 január 3, 8 ismételés; helyi együttműködő: W. Thomas

Kanada:

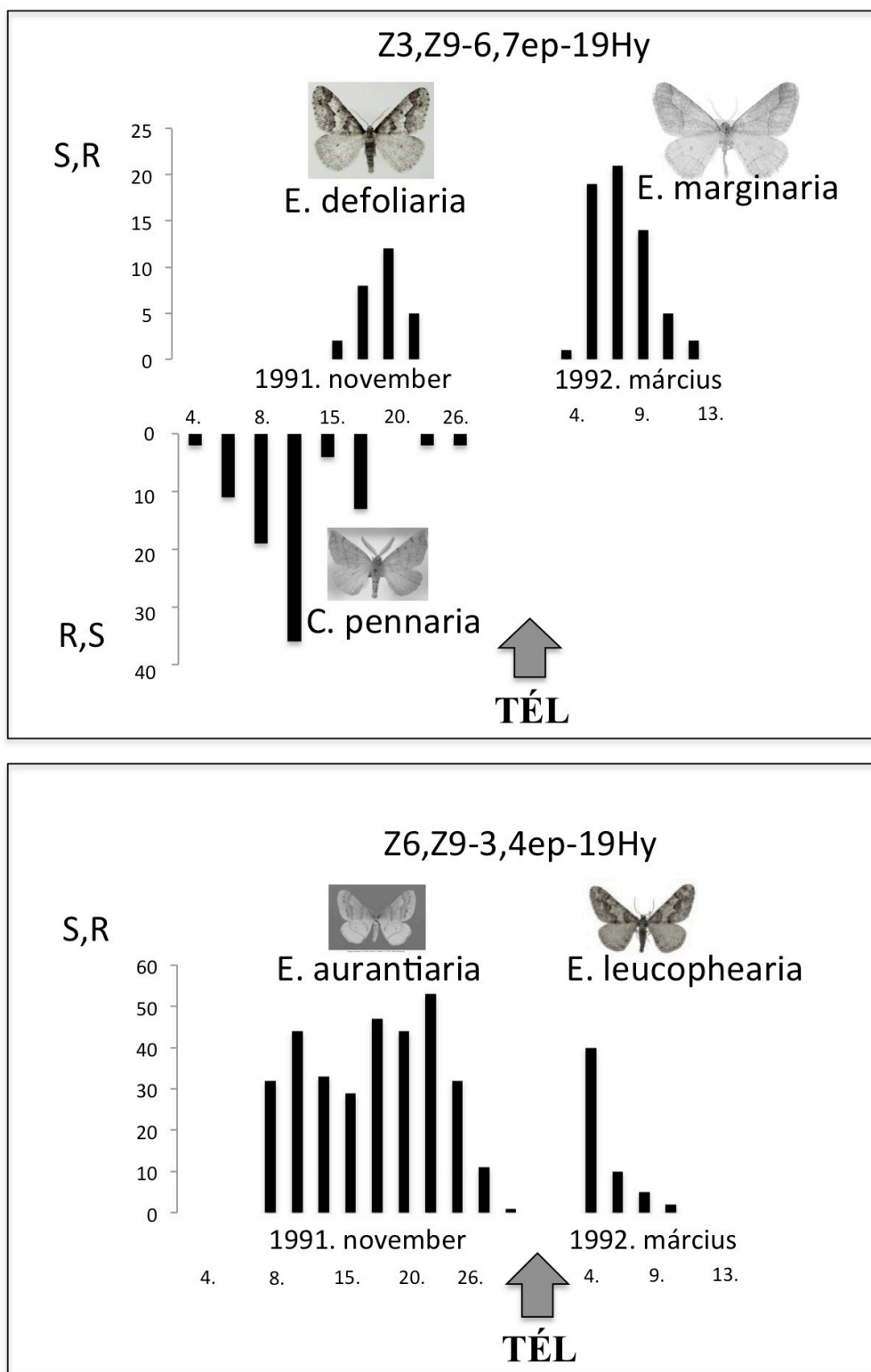
- British Columbia, Langley, 1993. május 30 – június 30, 4 ismételés, helyi együttműködő: D. Henderson;
- British Columbia, De Roche, 1993. május 28 – június 11, 4 ismételés, helyi együttműködő: D. Henderson;
- Quebec, Ile d'Orléans, 1997. június 30 – július 11, 4 ismételés, helyi együttműködő: J. McNeil



4. ábra

A Z3,Z9-cisz-6,7ep-19Hy tiszta enantiomérjeivel, valamint racém eleggyel csalétkezett csapdák fogási eredményei. Budapest, Júlianna major 1991. november 2-29. 5 ismétlés.

Az azonos betűvel jelzett fogások nem különböznek egymástól szignifikánsan ($P=5\%$) (ANOVA majd Duncan's NMRT) (Szűcs *et al.*, 1993 nyomán)

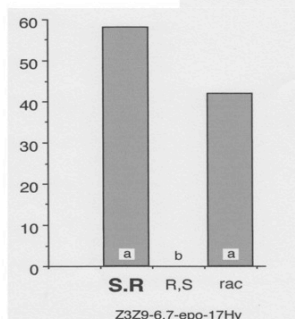


5. ábra
Öt téli araszoló faj elkülönülése a
királis feromon főkomponens és a rajzási időszak szerint
(Budapest, Hárshégy – Hárshokorhégy)
(Szűcs *et al.*, 1990 nyomán)

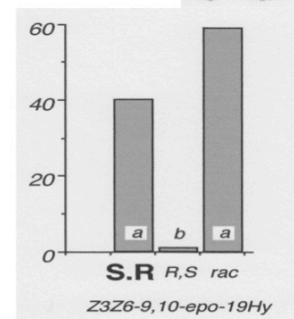
	R,S-	S,R-	
Késő ősz	C. pennaria	E. defoliaria	6,7ep
Kora tavasz		E. marginaria	
Késő ősz		E. aurantiaria	3,4ep
Kora tavasz		E. leucophearia	

6. ábra
 (Sematikus, áttekintő ábra,
 az 5. ábrához kapcsolódóan)
 Öt téli araszoló faj elkülönülése a
 királis feromon főkomponens és a rajzási időszak szerint
 (Budapest, Hárshely – Hárshokorhely)
 (Szócs *et al.*, 1990 nyomán)

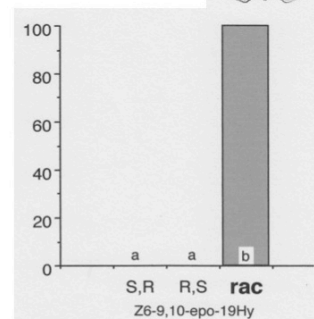
Semiothisa notata
(Geometridae: Ennominae)
Budakeszi,
1994.05.27-06.09.
100% = 45 db



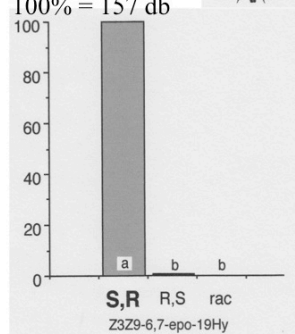
Minoa murinata
(Geometridae: Larentiinae)
Budapest, Júlianna-major,
1992.05.11-06.15.
100% = 281 db



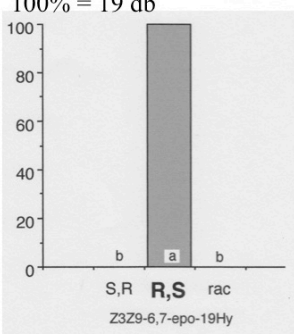
Ennomus quercinaria
(Geometridae: Ennominae)
Budapest, Júlianna-major
1994.07.05-08.30.
100% = 109 db



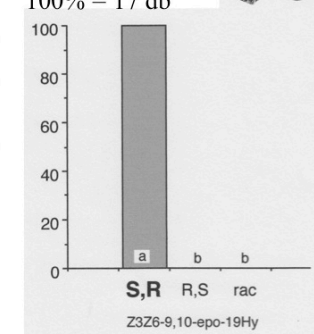
Hypaena tarsicrinalis
(Noctuidae: Hypeninae)
Bag,
1991.06.03-07.25.
100% = 157 db



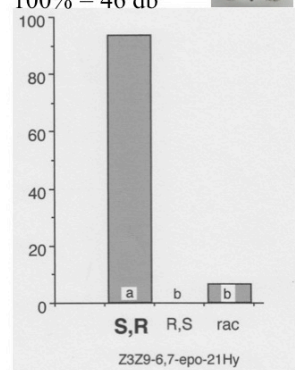
Horisme tersata
(Geometridae: Larentiinae)
Bag,
1991.06.03.-06.10.
100% = 19 db



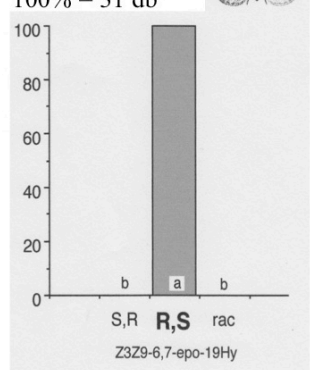
Asthena albulata
(Geometridae: Larentiinae)
Bag,
1992.07.31-08.07.
100% = 17 db



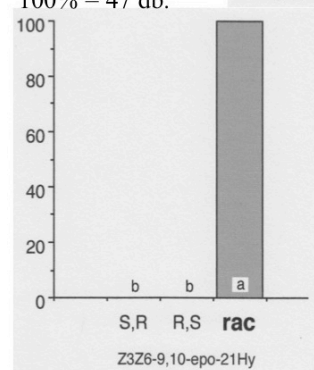
Xyanthorhoe fluctuata
(Geometridae: Larentiinae)
Budapest, Júlianna-major
1994.04.29-07.08.
100% = 46 db



Hypaena rostralis
(Noctuidae: Hypeninae)
Bag,
1992.07.13-07.21.
100% = 31 db



Eupithecia vulgata
(Geometridae: Larentiinae)
Bag,
1992.05.18-06.05.
100% = 47 db



7. ábra

A Z3,Z6,Z9-3,6,9-17Hy, Z3,Z6,Z9-3,6,9-19H, és Z3,Z6,Z9-3,6,9-21Hy 3,4-, 6,7- és 9,10-epoxidjai S,R és R,S enantiomérjeivel, valamint a racém eleggyekkel csalétkezett csapdák fogási eredményei.

Az egyes grafikonokon azonos betűvel jelzett fogások nem különböznek egymástól szignifikánsan (P=5%) (ANOVA majd Duncan's NMRT)

(Szűcs *et al.*, 2002 adatai alapján)

	VONZ S,R	VONZ R,S	VONZ S,R + R,S (=rac)	Gátol-e az ellentétes enantiomer?
3,4ep-17Hy	S. notata A. grossulariata* [#]	A. sylvata* [#]		nem nem igen
6,7ep-17Hy				
9,10ep-17Hy				
3,4ep-19Hy				
6,7ep-19Hy	H. tarsicrinalis	H. tersata	P. pulveraria*	igen igen nem
9,10ep-19Hy	A. albulata M. murinata		E. quercinaria	igen nem nem
3,4ep-21Hy				
6,7ep-21Hy	X. fluctuata	H. rostralis		igen igen
9,10ep-21Hy			E. vulgata	nem

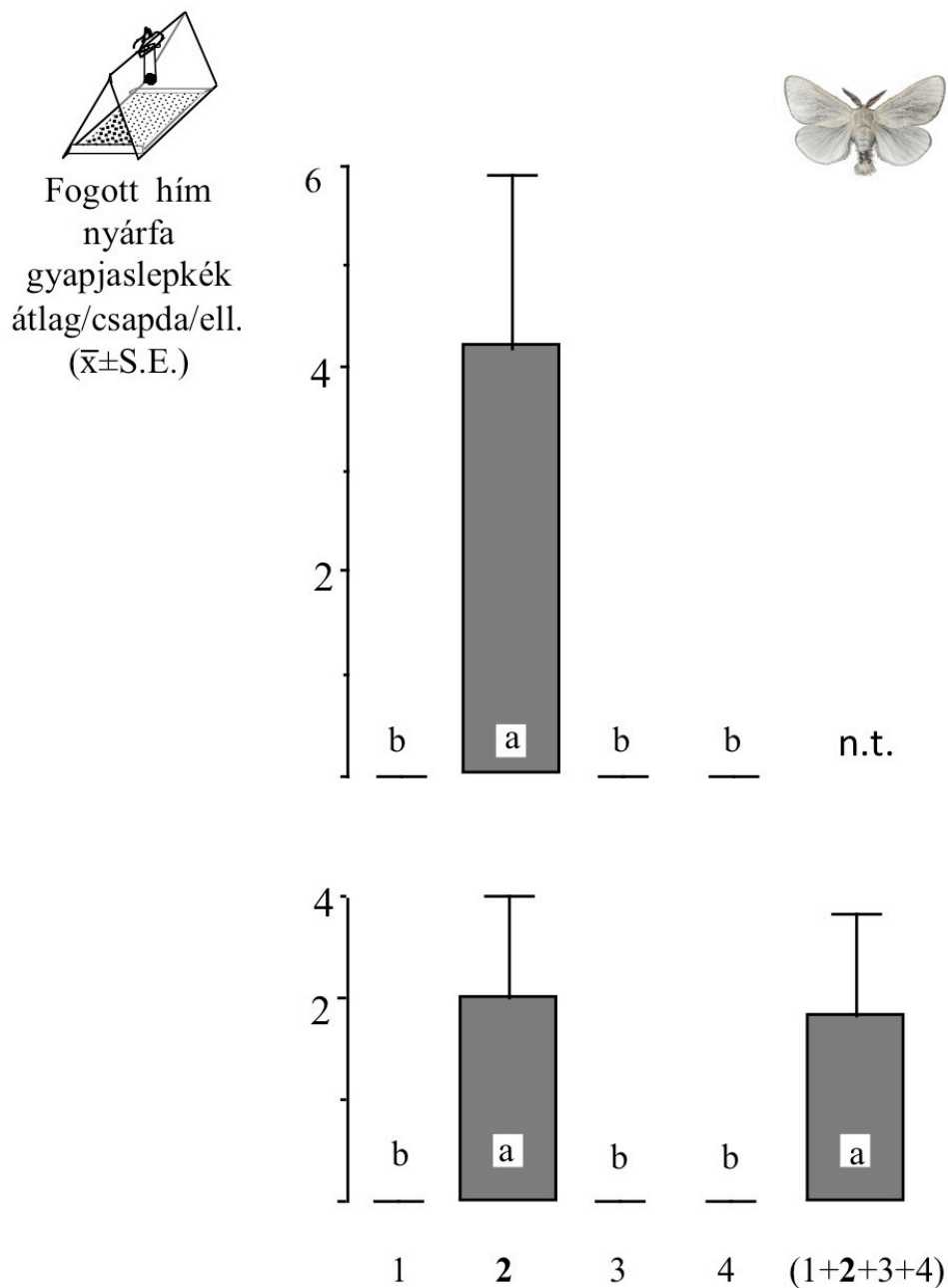
8. ábra

(Sematikus, áttekintő ábra,
a 7. ábrához kapcsolódóan)

Enantiomerek, mint szex attraktánsok és attraktáns-inhibítorok szerepe
néhány araszoló- és bagolylepke faj esetében.

*Nincs feltüntetve a 7. ábrán.

A félkövén szedett fajok esetében
a szex attraktáns enantiomérus tisztasága lényeges,
az ellentétes enantiomer ugyanis
gátló hatású (vagyis a racém vegyület nem rendelkezik vonzó hatással)
(Szűcs *et al.*, 2002 alapján; ill. [#] Tóth *et al.*, 1994 alapján).



9. ábra

Nyárfa gyapjaslepke fogások

a 3Z-cisz-6,7-cisz-9,10-diepoxi-21Hy

négy sztereoizomérjével (számokkal jelölve).

A sztereoizomérek sematikus képleteit lásd a 10. ábrán!

Felső grafikon: Adony, 2003. máj. 9. - jún. 9., 2 csapda/kezelés, (1. rajzás)

n.t. (not tested): abban a kísérletben nem szerepelt.

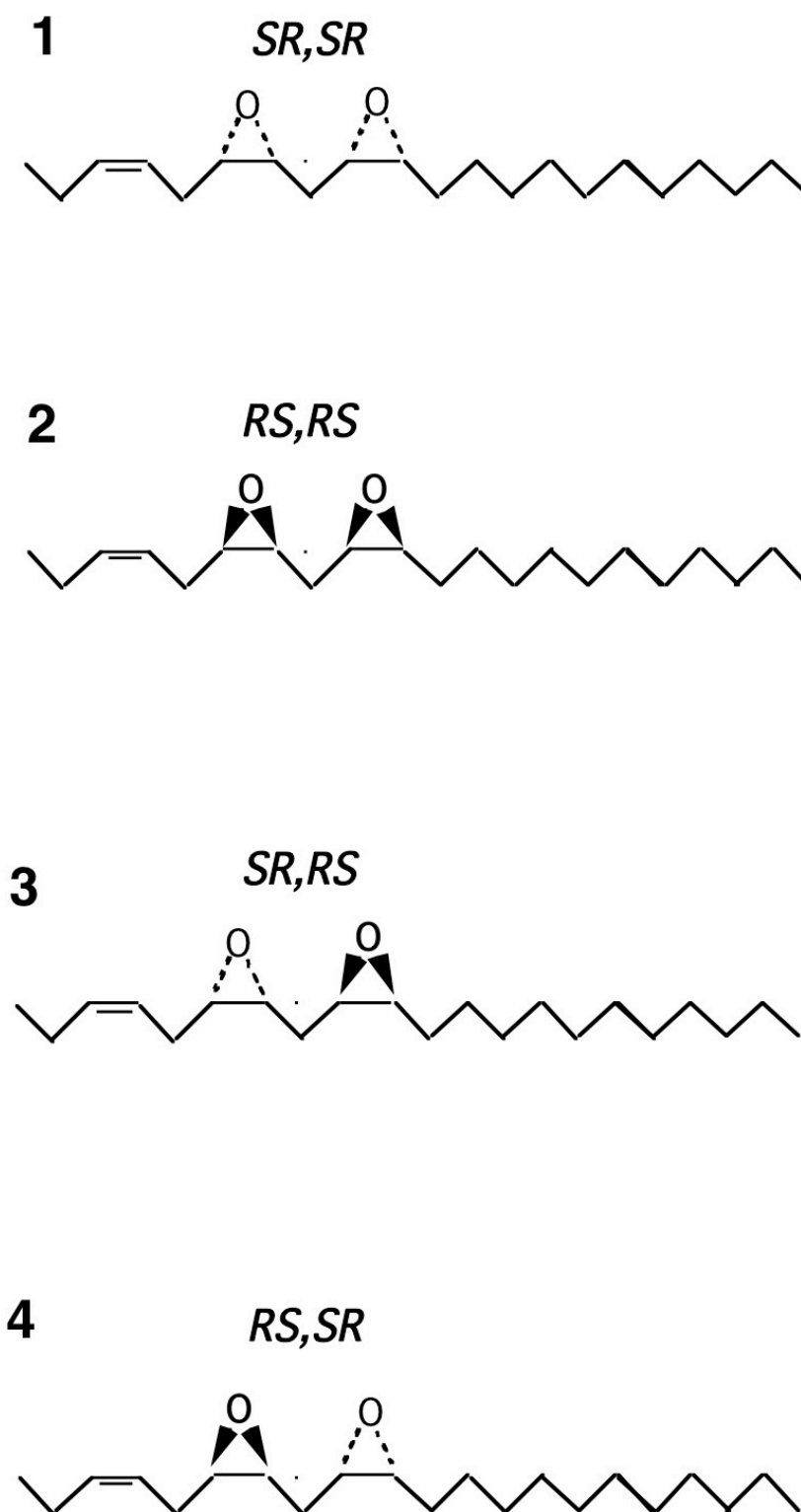
Alsó grafikon: Adony, 2003. júl. 10 – aug. 4., 5 csapda/kezelés, (2. rajzás)

Az egyes grafikonokon azonos betűvel jelzett fogások

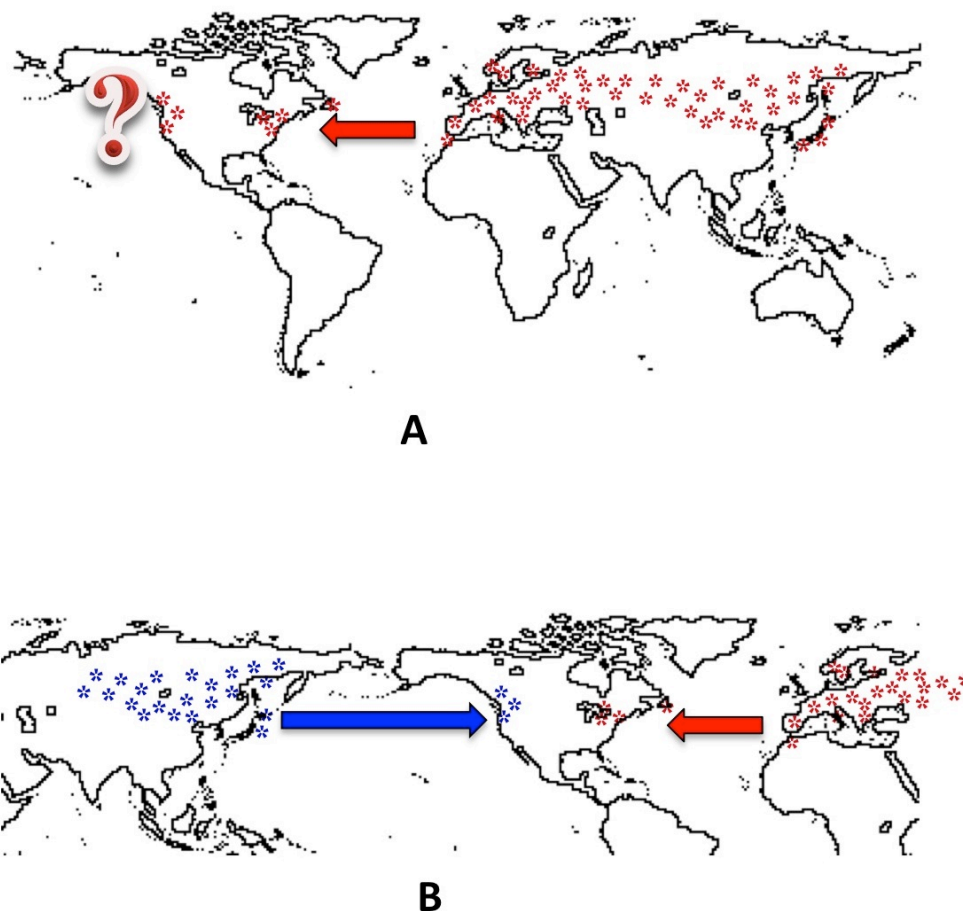
nem különböznek egymástól szignifikánsan ($P=5\%$)

(Bonferroni/Dunn teszt – nem-zéró átlagok összehasonlítása zéró értéktől.)

(Szűcs *et al.*, 2005 adatai alapján)



10. ábra
(kiegészítés a 9. ábrához)
A 3*Z*-cisz-6,7-cisz-9,10-diepoxi-21Hy
négy sztereoizomérjének
sematikus képlete,
a kísérleteimben használt sorszámozással.

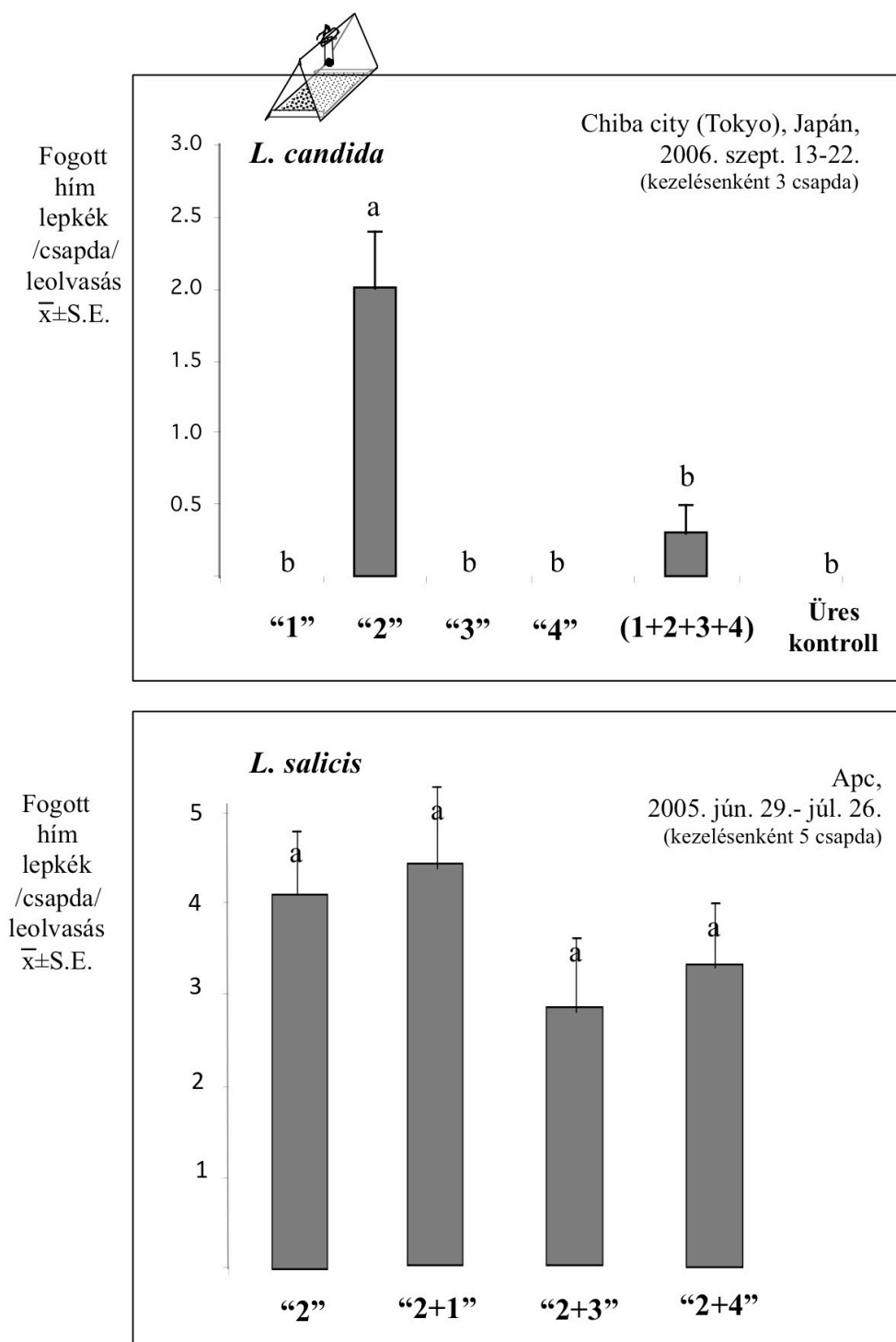


11. ábra

A nyárfa gyapjaslepke
Észak Amerikába történő behurcolásának útvonalai.

A: *S. salicis* Európából Észak-Amerika keleti partjára (Blunk, 1953).
Észak-Amerika nyugati partjára kerülése tisztázatlan.
(Gledening 1924, McLaine and Gledening 1929).

B: A fentiek kiegészítve / módosítva saját hipotézisemmel a
British Columbia-i populáció Ázsiából történő behurcolásáról,
L. candida Stgr. ázsiai testvérfaj példányai révén.
(Szócs *et al.*, 2005).



12. ábra

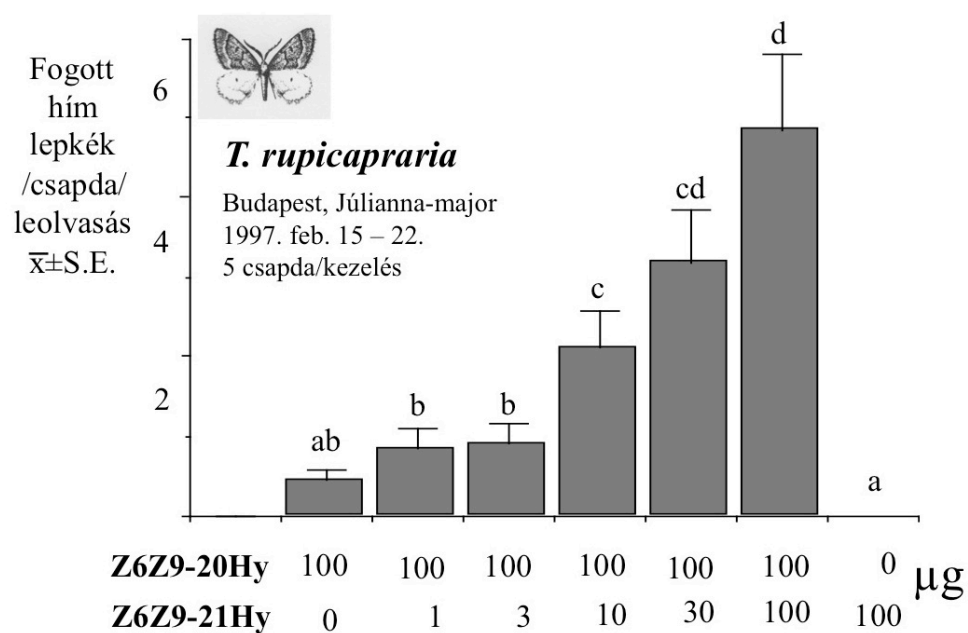
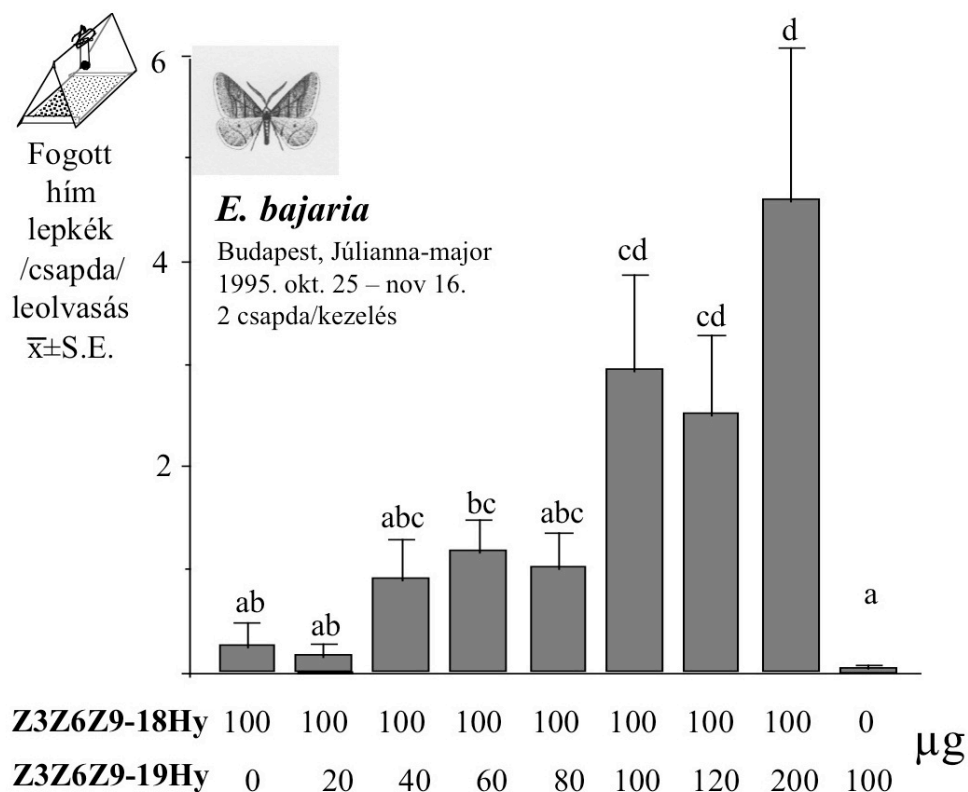
L. candida (Japán) ill. *L. salicis* (Magyarország) fogások
a 3Z-cisz-6,7-cisz-9,10-diepoxi-21Hy
négy sztereoizomérjével (számokkal jelölve).

Az egyes grafikonokon azonos betűvel jelzett fogások

nem különböznek egymástól szignifikánsan ($P=5\%$)

(Bonferroni/Dunn teszt – nem-zéró átlagok összehasonlítása zéró értéktől.)

(Kamata *et al.*, 2007 adatai alapján)



13. ábra

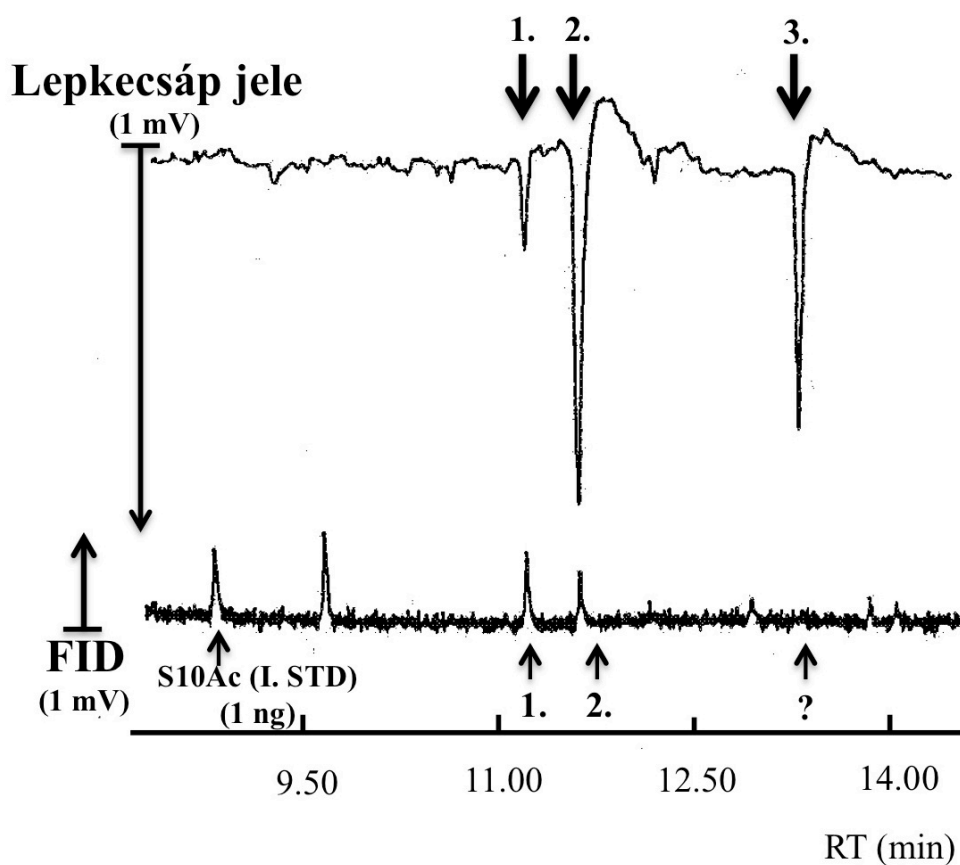
Homológ tri- ill. diénekből álló,
két-komponensű szex attraktánsok.

E. bajoria és *T. rupicapraria* fogási eredmények.

Az egyes grafikonokon azonos betűvel jelzett fogások
nem különböznek egymástól szignifikánsan ($P=5\%$)

(ANOVA-t követően Duncan's NMRT teszt)

(Szöcs *et al.*, 1996 és Szöcs *et al.*, 1998 adatai alapján)



14. ábra

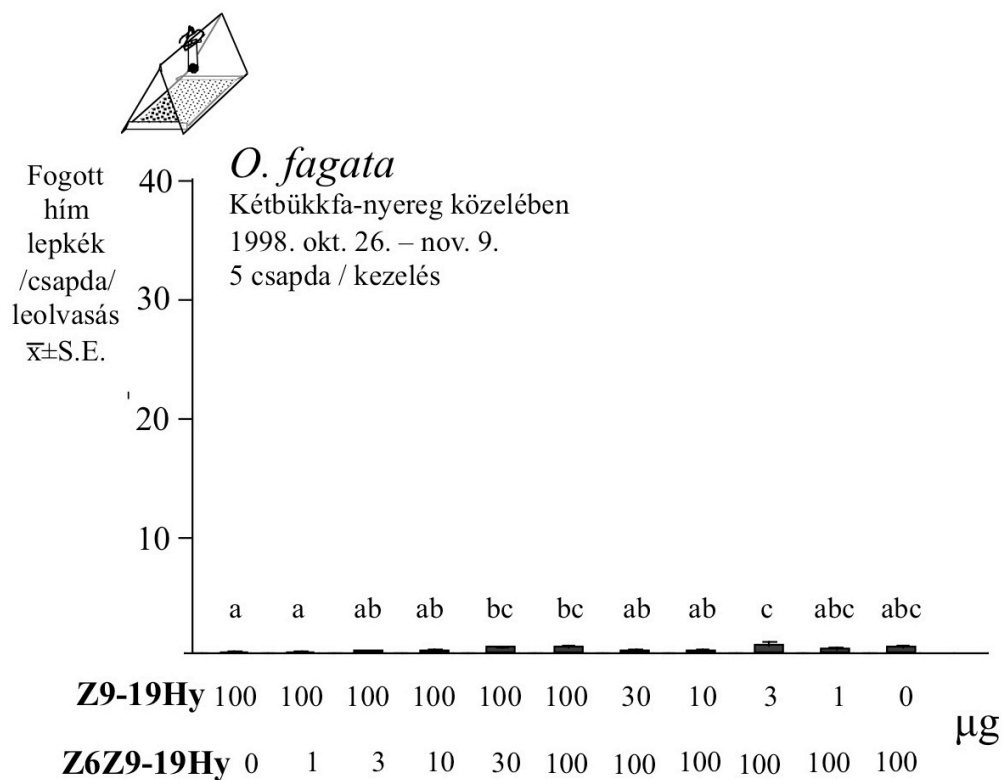
Az északi téliaraszoló (*O. fagata*) tojócső-kivonat egy nőstény egyenértéknyi résznek vizsgálata szinkron működő rovarcsáp-detektoros gázkromatográffal (GC-EAD).

A számok a csápválaszt kiváltó komponenseket jelzik.

A kivonattal együtt 1 ng decil acetát (S10Ac) lett ko-injektálva, internális standardként (I. STD). RT: retenció idő

FID (flamme ionization detector): lángionizációs detektor

(Szűcs *et al.*, 2004 alapján)



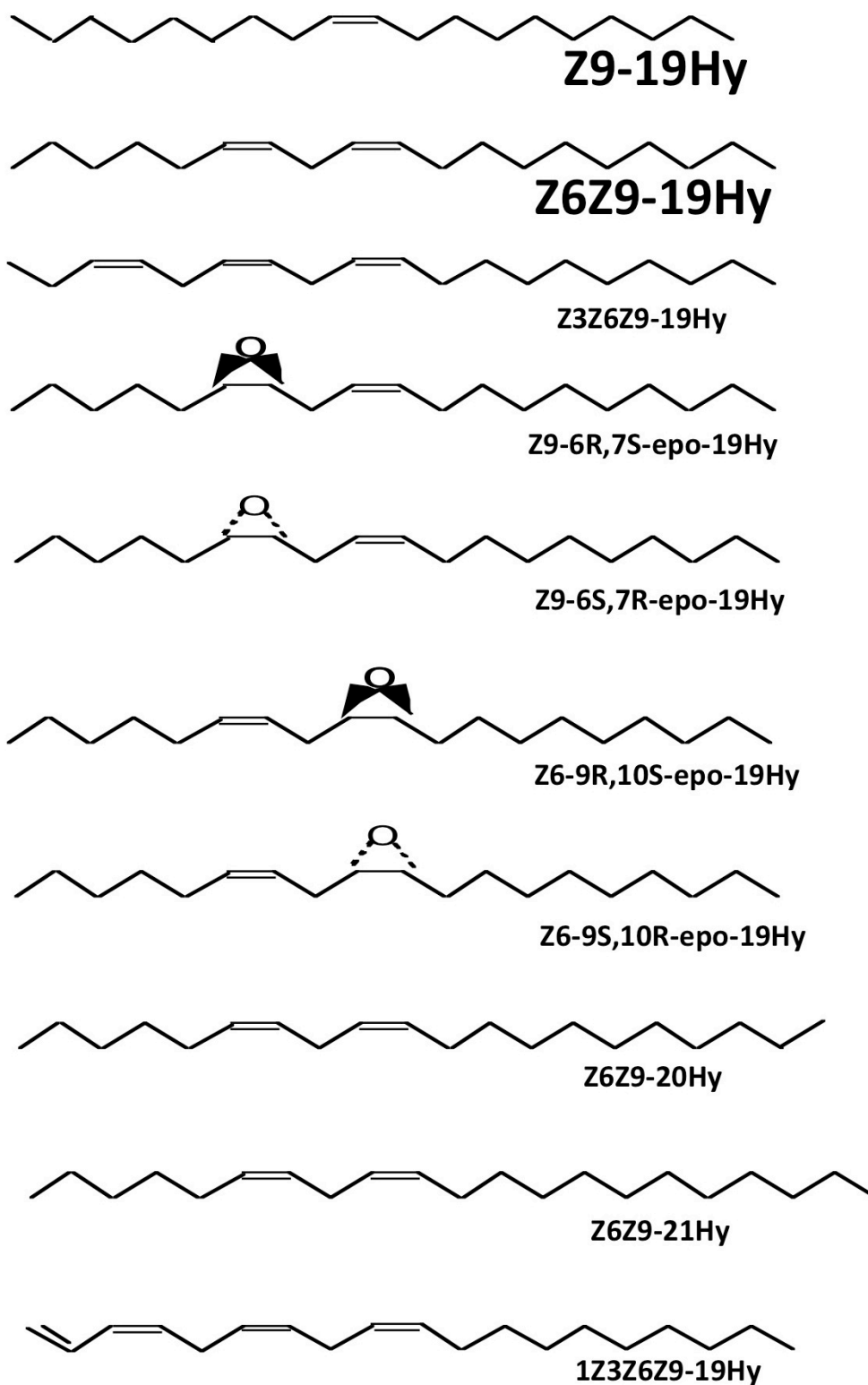
15. ábra

Az északi téliaraszoló (*O. fagata*) csapdázásos próbálkozás

A 14. ábrán "1"-el (Z9-19Hy) és "2"-el (Z6Z9-19Hy) jelölt komponenssel és különböző arányú keverékeikkel.

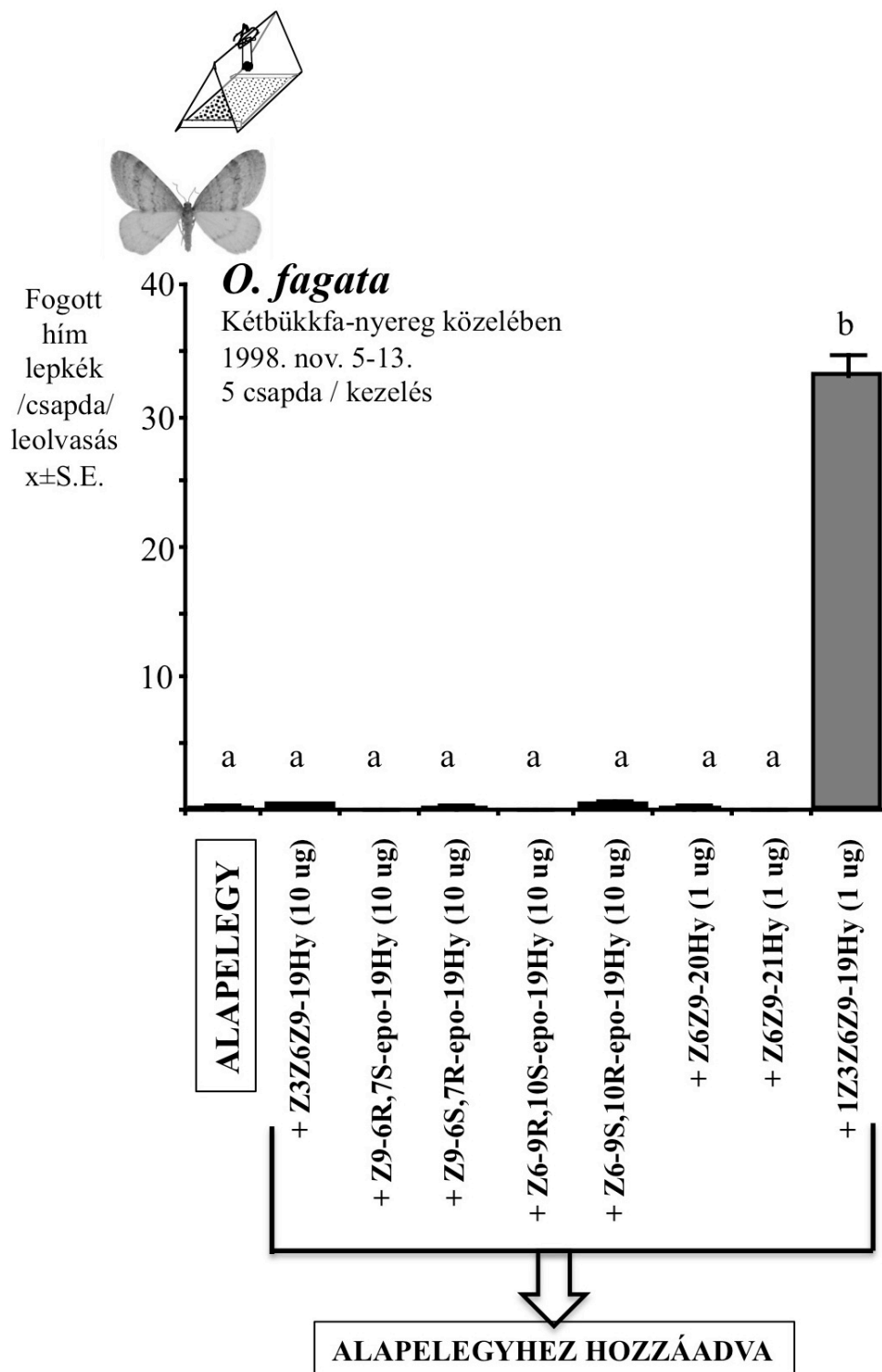
Az egyes grafikonokon azonos betűvel jelzett fogások nem különböznek egymástól szignifikánsan (P=5%)

(ANOVA-t követően Games-Howell teszt)



16. ábra

Az *O. fagata* csapdázásos kísérletben kipróbált vegyületek.
 Az első és a második vegyület a kivonatból azonosított két komponens,
 a többi szerkezeti hasonlóság alapján lett kiszemelve.
 (Magyarázatot lásd a szövegben!)



17. ábra

Az *O. fagata* csapdázásos kísérlet

a "3." csápválaszt adó komponens beazonosítására.

A vegyületek sematikus képletét lásd a 14. ábrán!

Alapelegy: Z9-19Hy (500 ug) + Z6Z9-19Hy (100 ug)

Az egyes grafikonokon azonos betűvel jelzett fogások

nem különböznek egymástól szignifikánsan ($P=5\%$)

(ANOVA-t követően Games-Howell teszt)

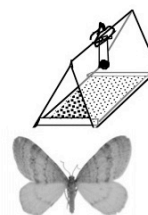
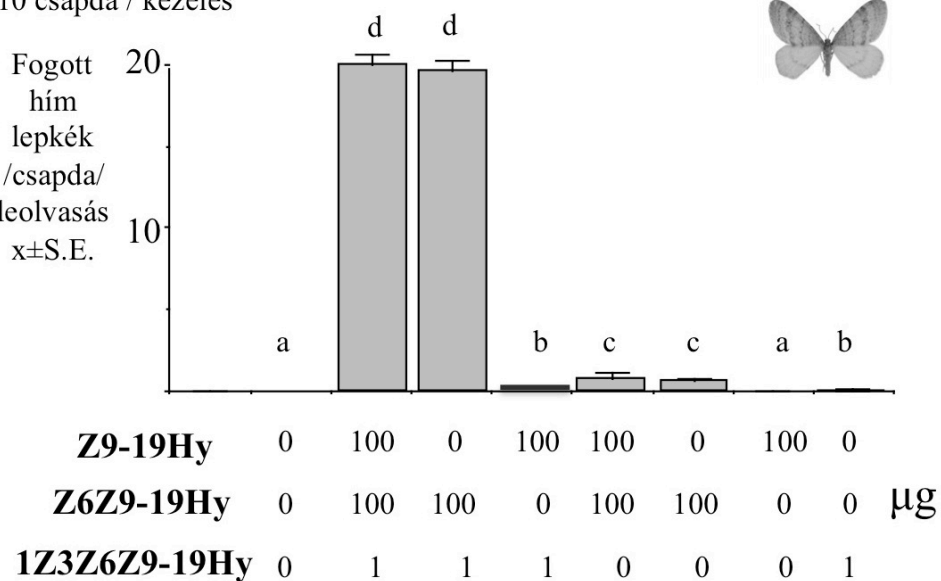
O. fagata

Kétfükkfa-nyereg közelében

1999. okt. 28. - nov. 5.

10 csapda / kezelés

Fogott
hím
lepkék
/csapda/
leolvasás
 $\bar{x} \pm \text{S.E.}$

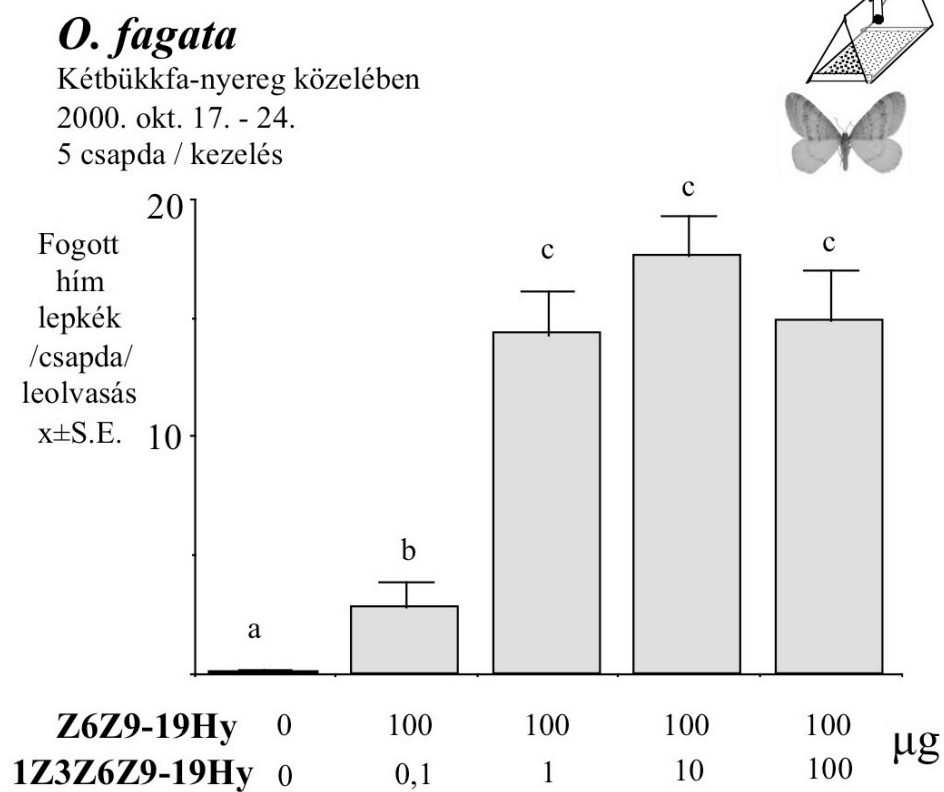


18. ábra

Az *O. fagata* csapdázásos kísérlet azzal a három komponessel,
amelyekre a hímek csápja válaszolt.

Szignifikancia: lásd a 15.ábrát!

(Szócs *et al.*, 2004 alapján)



19. ábra

Az *O. fagata* csapdázásos kísérlet,
 a tetraén ("3." komponens) optimális arányának megvizsgálására.

Szignifikancia: lásd a 15.ábrát!

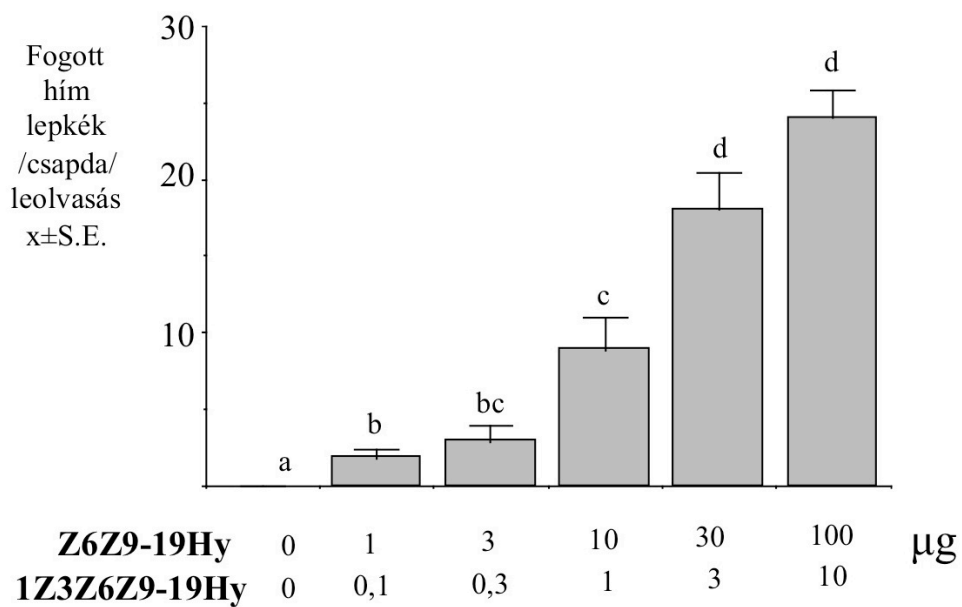
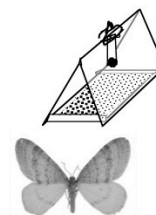
(Szűcs *et al.*, 2004 alapján)

O. fagata

Kétfükkfa-nyereg közelében

2000. November 1-3.

10 csapda / kezelés

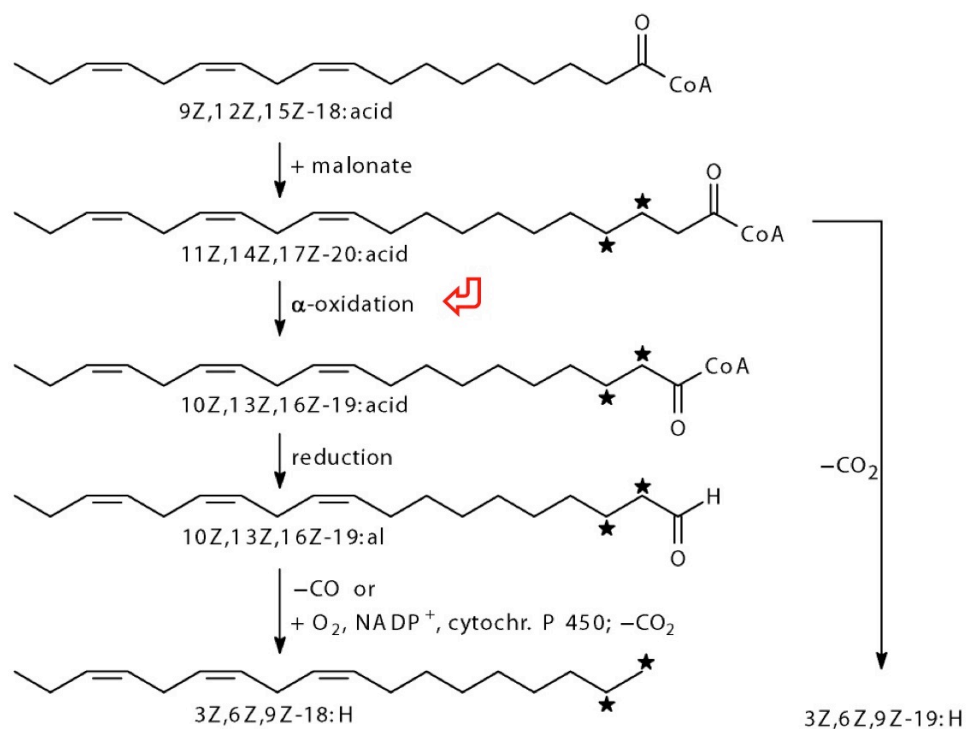


20. ábra

Az *O. fagata* csapdázásos kísérlet,
a kétkomponensű szexferomon
optimális dózisének megvizsgálására.

Szignifikancia: lásd a 15.ábrát!

(Szűcs *et al.*, 2004 alapján)



21. ábra

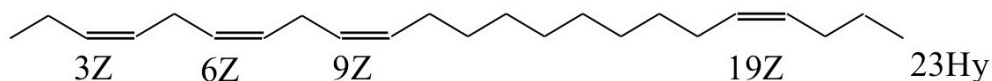
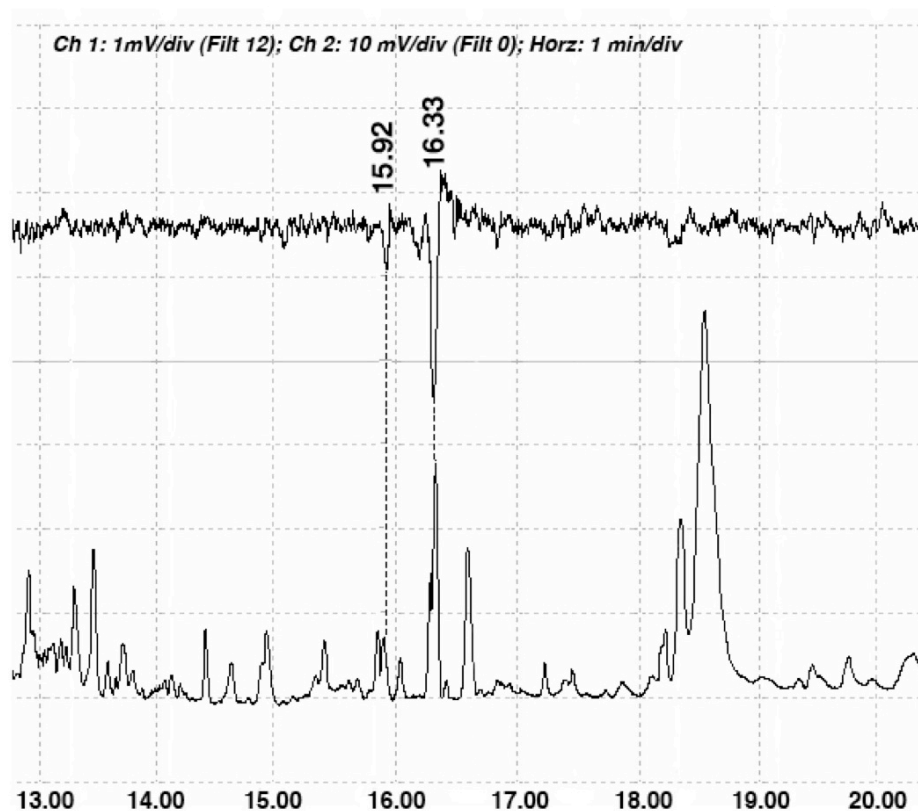
Az *E. bajoria* feromon bioszintézisének általunk feltételezett útja, deutériummal jelölt prekursorokkal végzett *in vivo* kísérletek alapján.

A ★ a deutérium jelölések helyét jelzi.

Az új kulcslépés az α -oxidáció (↺ nyíllal jelölve)

a 3Z6Z9Z-18Hy bioszintézisében.

(Göller *et al.*, 2007 nyomán)



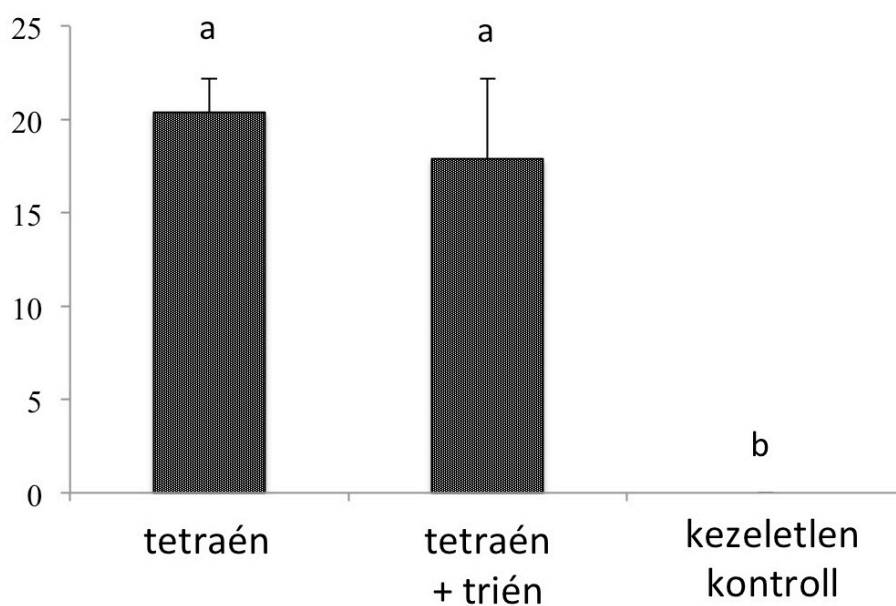
22. ábra

A Tischeria ekebladella tölgyaknázó sörtésmoly feromon kivonatának GC-EAD elemzése.

A két csápválaszt kiváltó komponens retenciós idejét felirat jelzi.
Alul a GC-EAD eredményre alapozva a későbbiek során azonosított szexferomon szerkezetének sematikus képlete látható (Molnár *et al.*, 2012 alapján)

Fogott
T. ekebladella
hímek
átlag/csapda/nap
($\bar{x} \pm \text{S.E.}$)

Nagykovácsi,
2010. június 9-14.
(3 csapda / kezelés)



23. ábra

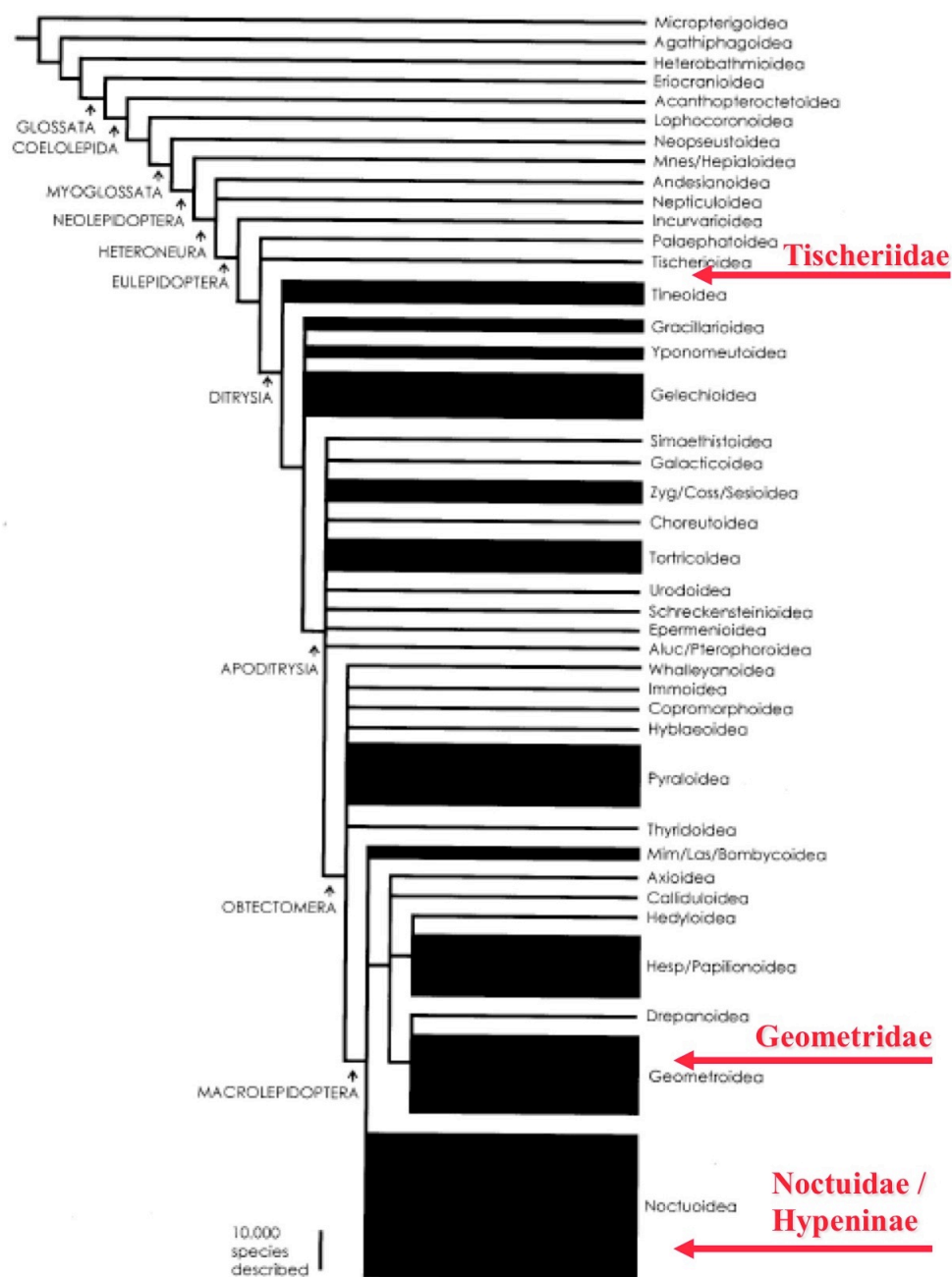
A Tischeria ekebladella tölgyaknázó sörtésmoly
szabadföldi csapdázásos kísérlet eredménye

Tetraén: Z3Z3Z9Z19-23Hy (300 μ g)

Trién: Z3Z3Z9-23Hy (300 μ g)

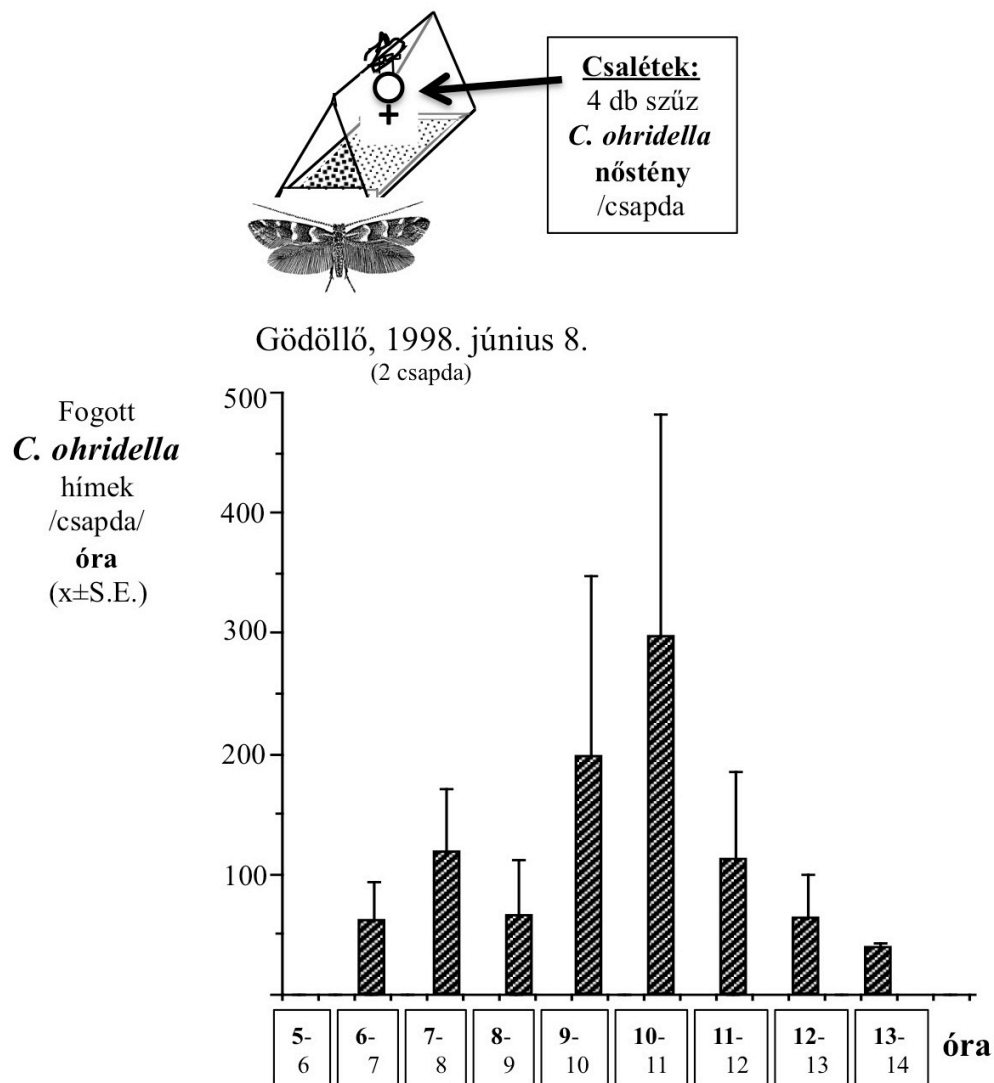
Az azonos betűvel jelzett fogások
nem különböznek egymástól
szignifikánsan ($P=5\%$)

(ANOVA-t követően Games-Howell teszt,
ill. a kontrollhoz történő összehasonlítások esetében
Bonferroni/Dunn(Control) teszt).



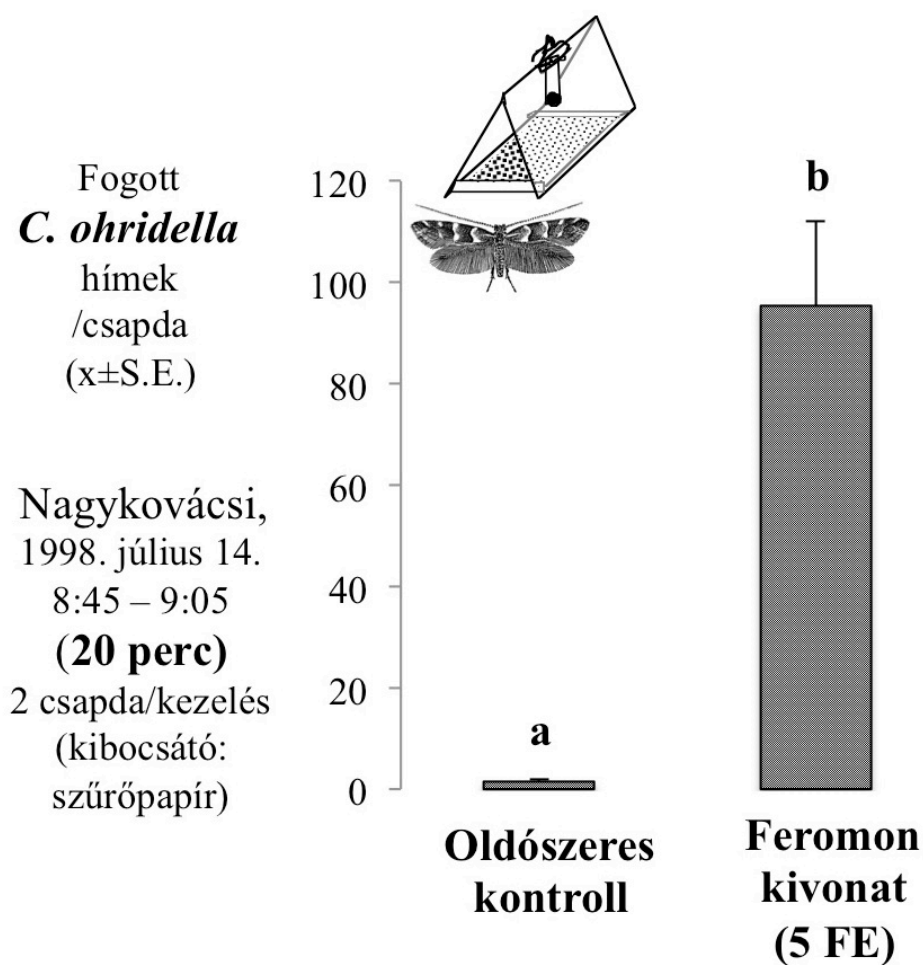
24. ábra

A lepkék filogenetikai rendszere,
 Kristensen *et al.*, Zootaxa 1668: 699–747 (2007) szerint, azoknak a
 családoknak (taxonoknak) az általam történt megjelölésével (piros nyilak),
 amelyekben polién típusú szexferomonok fordulnak elő.
 (Molnár *et al.*, 2012 nyomán)

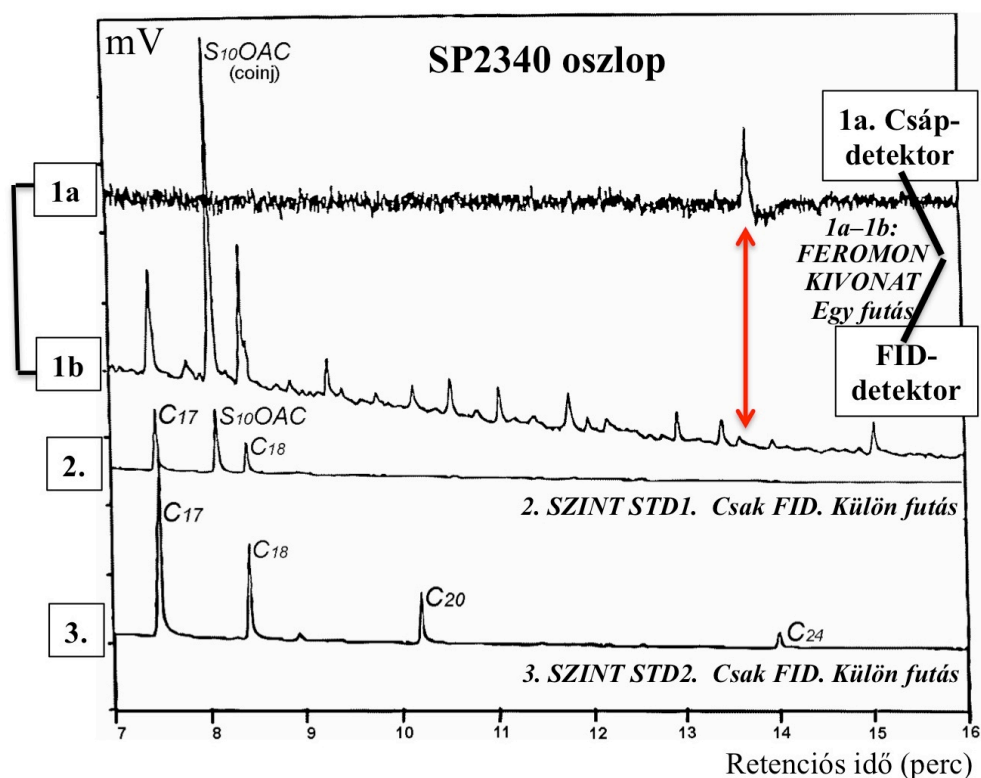


25. ábra

C. ohridella hímek fogásának napszakos ritmusa,
szűz nőstényekkel csalétkezett csapdákban
(Hoszbajar és Szócs, 1998 adatai alapján)



26. ábra
C. ohridella hímek fogása szexferomon kivonattal
 ("whole body wash")
 csalétkezett csapdákból,
 oldószeres (*n*-pentán) kontrollhoz viszonyítva.
 A két átlag egymástól szignifikánsan különbözik ($P=5\%$)
 (*t*-teszt)



27. ábra

C. ohridella szexferomon kivonat

(“whole body wash” *n*-pentán)

(injektálva 1 μ l, azaz 2 FE)

GC-EAD elemzése (1a és 1b),

valamint összehasonlítása

szintetikus standard sorozatok GC futásához

(2. és 3. – csak FID),

a feromon retenció idejének behatárolása érdekében.

C₁₇, C₁₈, stb: heptadekán oktadekán

S₁₀OAc: (telített) decil acetát (10ng), ko-injektálva

SP2340 fused silica oszlop (30 m x 0.32 mm, 0,20 μ m).

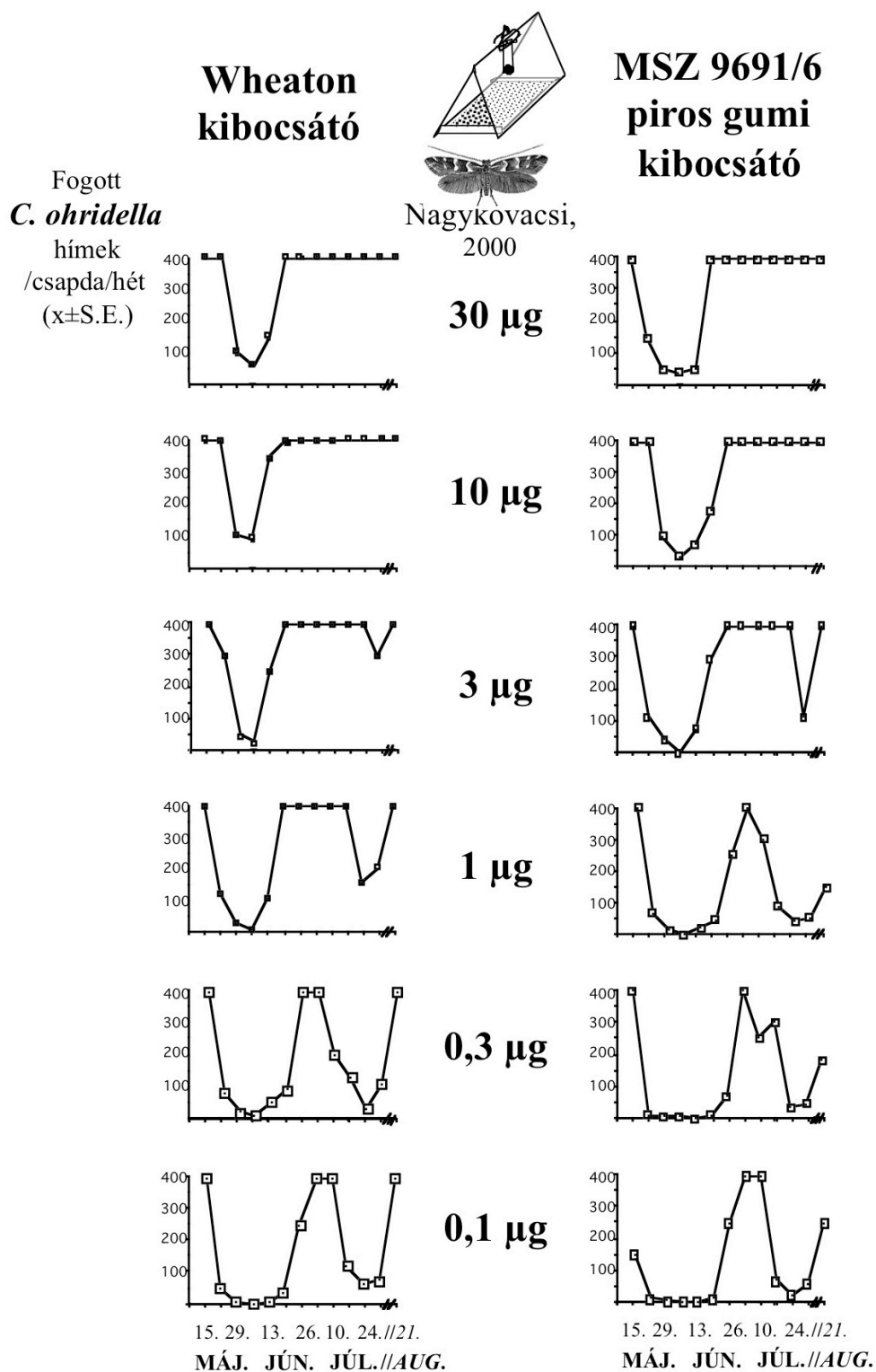
A csápválaszt a FID jellel összekötő kettős nyíl lefelé mutató ága

a FID jelen egy kis, elhúzódó (“tailing”) csúcs után,

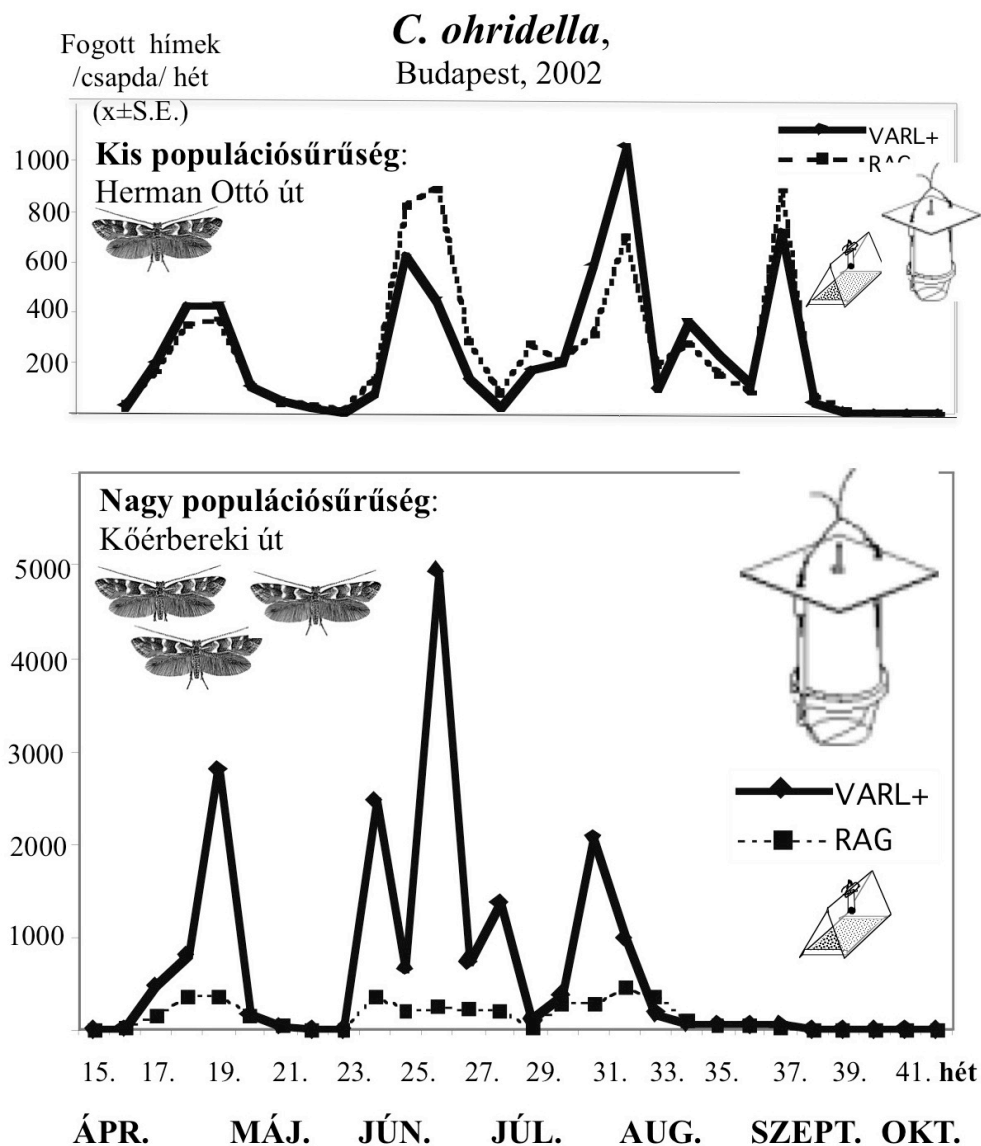
a visszatérő alapvonalra mutat (azzal esik időben egybe),

ahol nagyobb felbontással

sem látható parányi méretű FID csúcs sem.

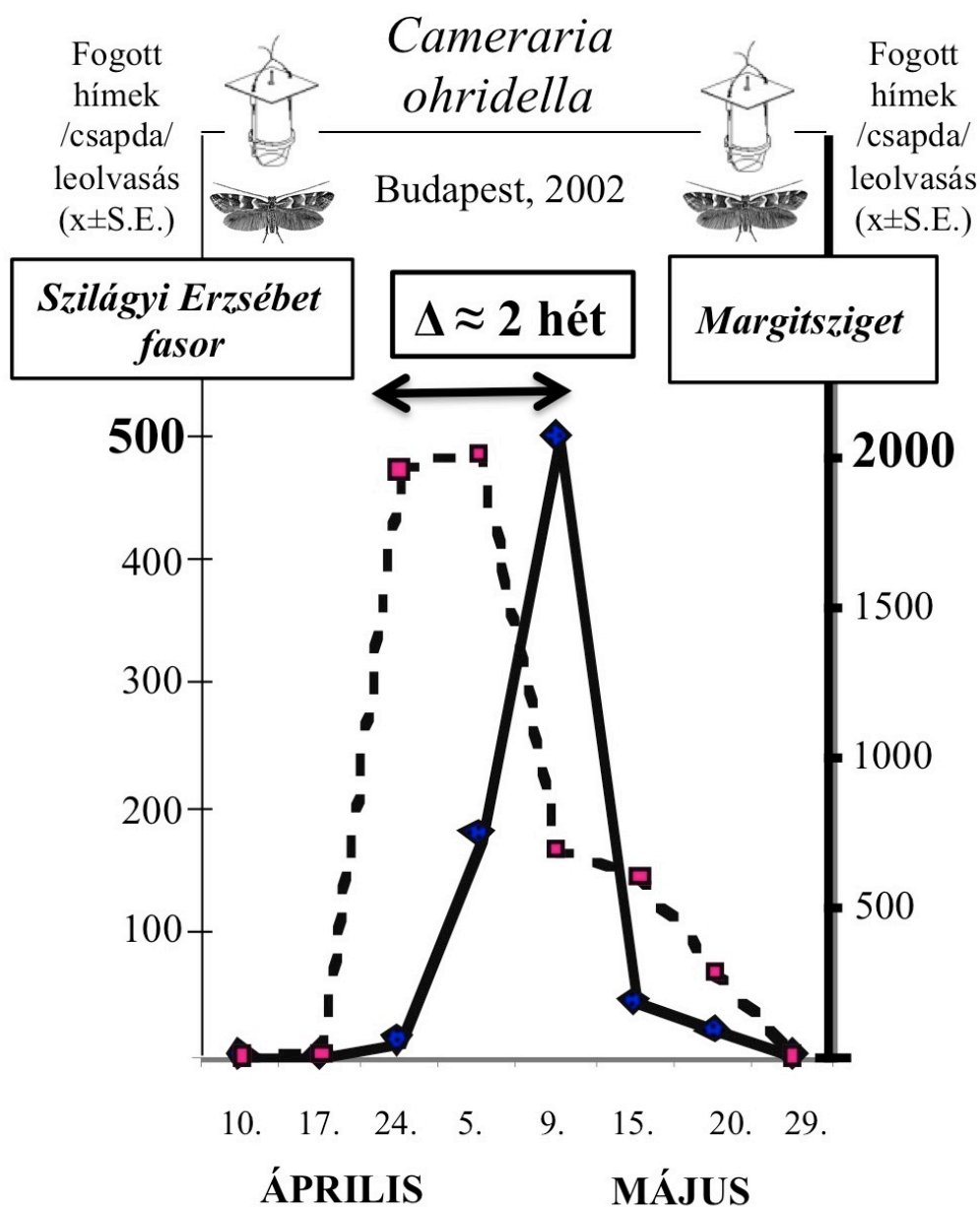


28. ábra
C. ohridella csapdafejlesztéshez
feromonkibocsátók összehasonlítása
(dózis – hatástartam vizsgálat)



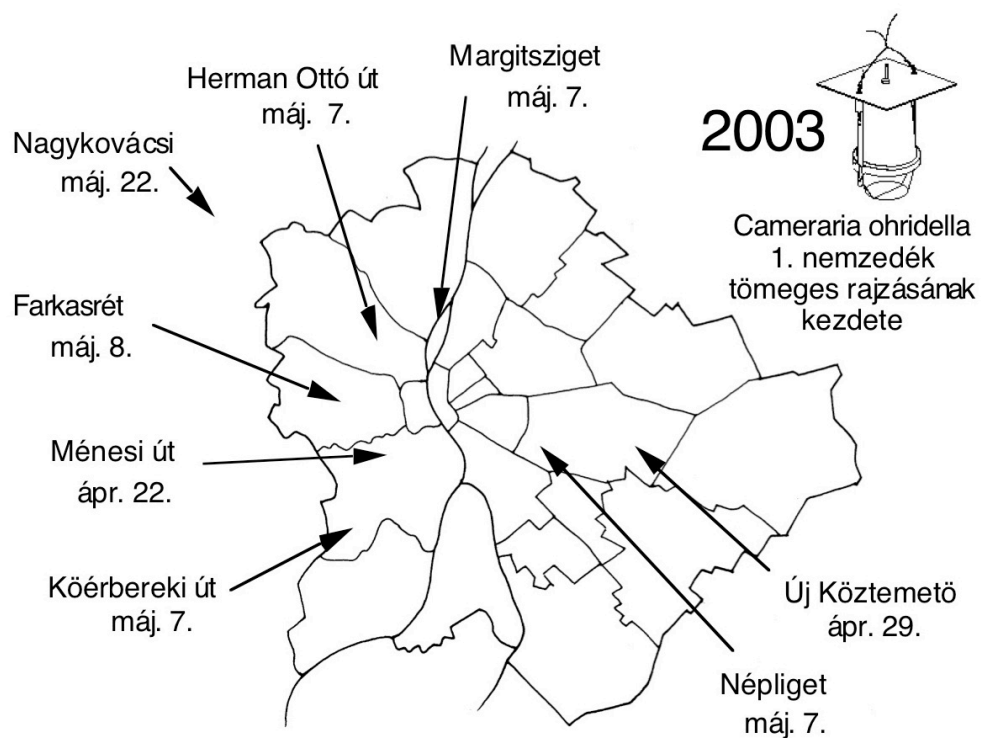
29. ábra

C. ohridella populációk rajzásmenetének vizsgálata
ragacsos (RAG), és nagy fogókapacitású varsás (VARL+)
feromoncsapdákkal
(Csalomon[®] MTA NKI)
Budapest két, egymástól eltérő fertőzöttségű közterületén
(Szűcs és mtsi., 2003 nyomán)

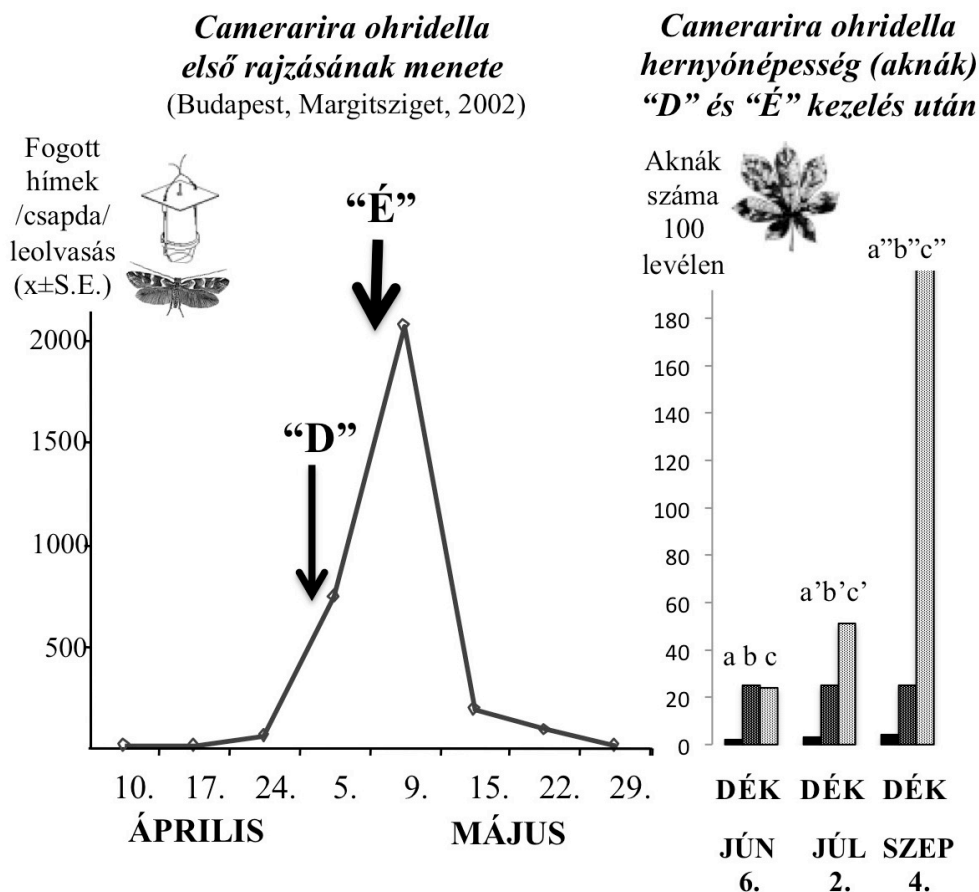


30. ábra

A *C. ohridella* rajzásmenete 2002-ben, Budapest két pontján.
 A két hely szomszédos területben található, mikroklímájuk viszont eltérő.
 (Szűcs és mtsi, 2003 nyomán)



31. ábra
A *C. ohridella* rajzásmenete 2003-ban,
Budapest több pontján és Nagykovácsiban
(Vályi és mtsi, 2003 nyomán)



32. ábra

Jobboldali grafikon:

A *C. ohridella* első (áttelelő bábokból kirajzó) lepkenemzedékének rajzásmenete a Margitszigeten (Budapest), 2003-ban.

A “D” nyíl a vegyszeres védekezés időzítését jelzi (április 29-30.) a sziget déli és középső részén,
az “É” nyíl pedig a védekezés időzítését (május 7-8.) a sziget északi csücskében.

(Mindkét szigetrészben csak egyetlen egy védekezés történt)

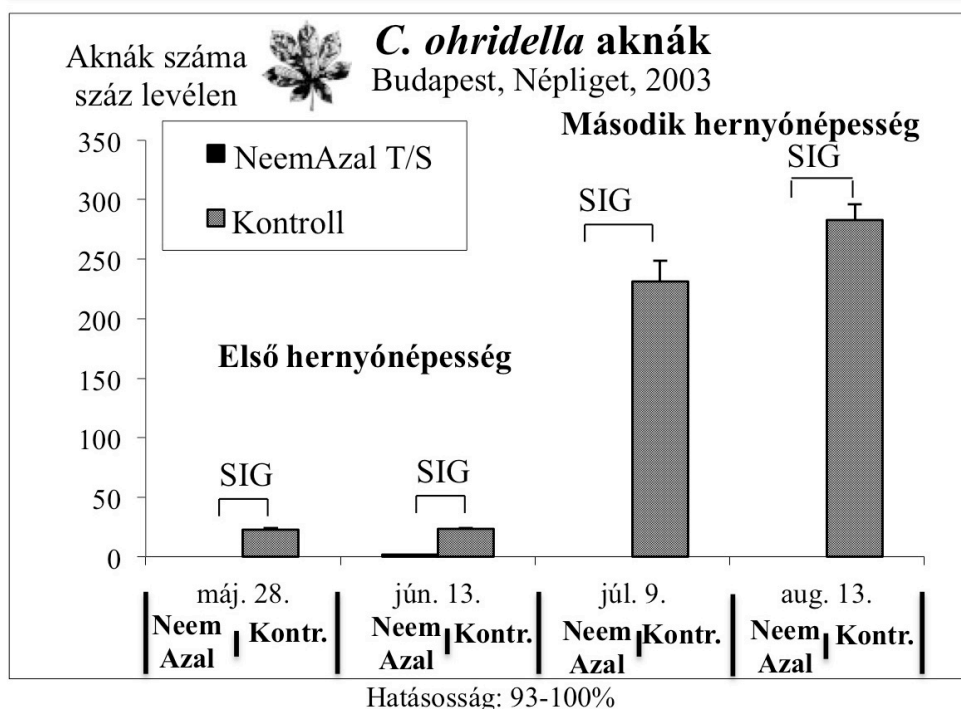
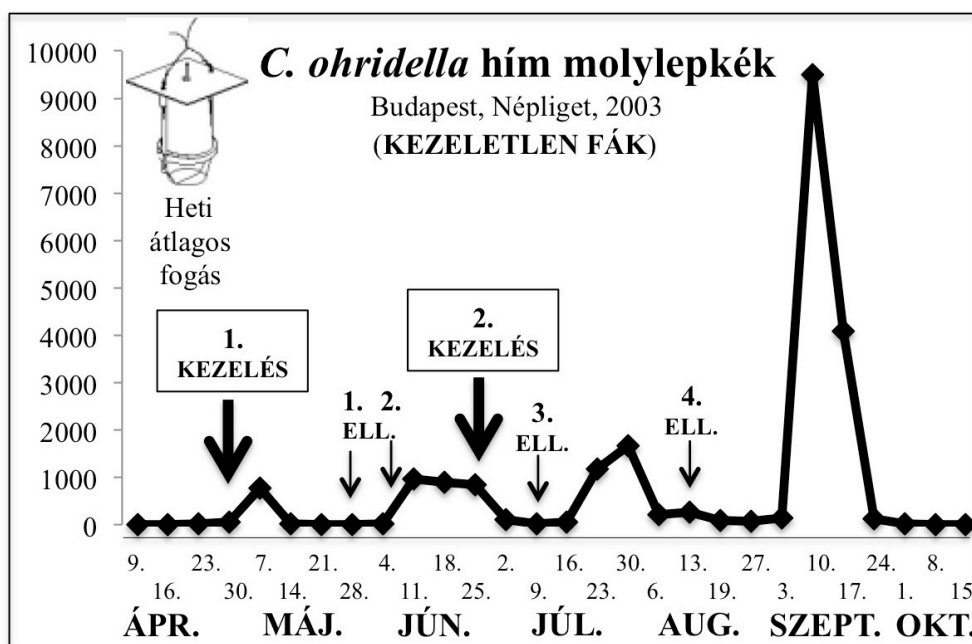
Baloldali grafikon:

A *C. ohridella* hernyónépeségének (aknák számának) alakulása a szezon hátralevő részében.

“D” és “É” a nyílal szerint, “K” kezeleten kontroll Budapest, Kőérberek úton.

Az egyes időpontokon belül eltérő betűvel jelzett értékek egymástól szignifikánsan különböznek ($P=5\%$) (χ^2 teszt).

(Szűcs és mtsi, 2011 nyomán)



33. ábra

A NeemAzal T/S botanikai peszticid (0,5%-os vizes oldat) hatása a *C. ohridella* fejlődésére.

Első kezelés: április 29. (Az első rajzáscsúcs előtt egy héttel.)

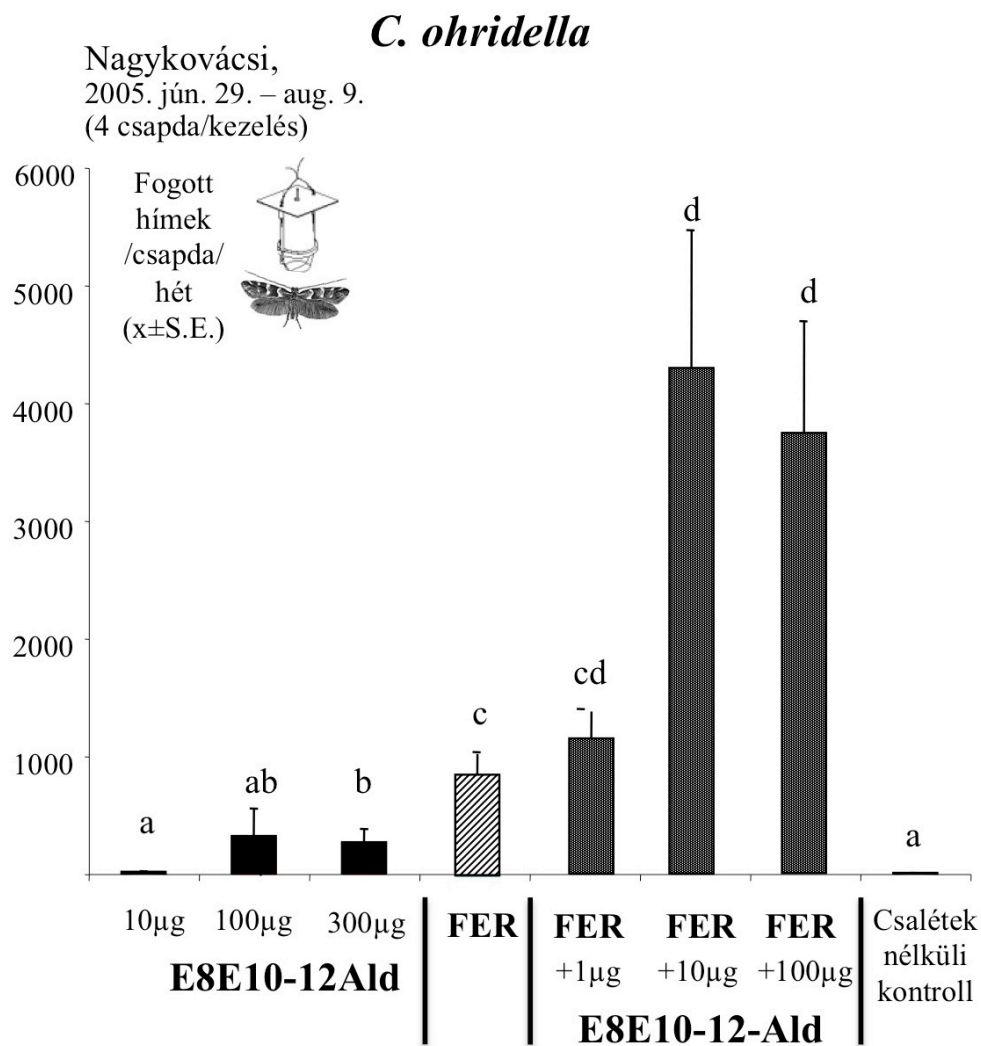
Második kezelés: június 26. (A második rajzáscsúcskor.)

4 kezelt és 4 kezeletlen kontroll vadgesztenyefa

Statisztika: *t*-teszt ($P=5\%$)

Kísérleti engedély: FVM No. 15040/1/2003

(Szócs *et al.*, 2004 adatai alapján)



34. ábra

Egy, a *C. ohridella* feromonjához hasonló szerkezetű (rövidebb láncú) vegyület,

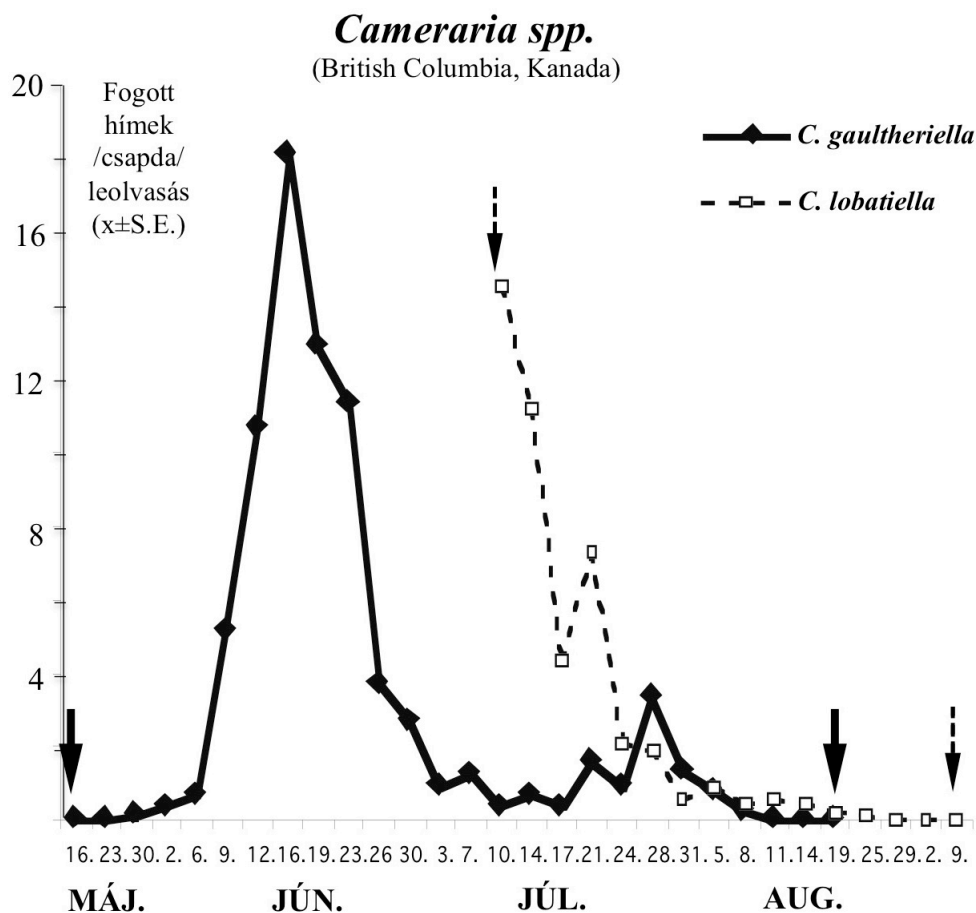
a E8Z10-12Ald szinergista hatásának vizsgálata szabadföldi csapázással.

FER (szexferomon): E8Z10-14Ald (3 µg).

Az azonos betűvel jelzett fogások nem különböznek egymástól szignifikánsan ($P=5\%$)

(ANOVA-t követően Games-Howell teszt)

(Szócs és Ujváry, 2006 adatai alapján)



35. ábra

Észak-Amrikában honos két *Cameraria* faj rajzásmenet vizsgálata
C. ohridella feromoncsapdával.

Az üres csapdák egyik faj hímjeit sem fogták (az ábrán ez nincs jelezve).

C. gaultheriella: Elk/Beaver Lake Regional Park, BC, Kanada,
tápnövénye a *Gaultheria shallon* (Ericaceae).

C. lobatiella: Hydro Power Line, View Royal, BC, Kanada,
tápnövényei *Quercus* fajok., pl. *Q. lobata*.

A két hely 8 km-re fekszik egymástól, de eltérő a mikroklímájuk.

A nyilak a csapdzások kezdetét ill. befejezését jelzik.

(Szűcs *et al.*, 2006 alapján)

* * *



Matratinea rufulicaput Sziráki et Szőcs, 1990
(Lepidoptera: Tineidae) hímek
feromoncsapdában